R 3835

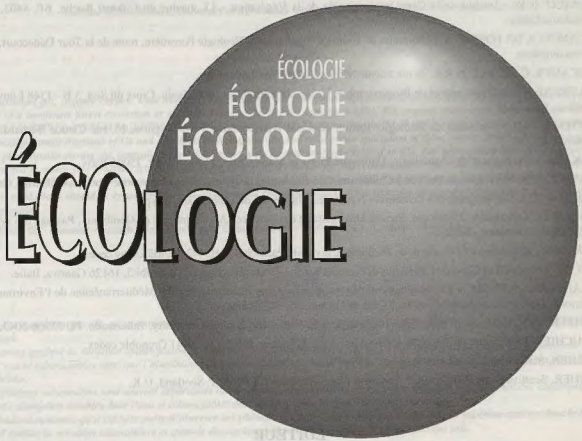
Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 4
Décembre 1994

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 1259-5314

21 JUIN 1995

L 3335

Revue Trimestrielle
Tome 25 – Fascicule 4
Décembre 1994



SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
Association reconnue d'utilité publique
ISSN 1259-5314

BIBL. DU MUSÉUM PARIS

Bibliothèque Centrale Muséum
3 3001 00041567 8

ÉCOLOGIE

REVUE DE LA SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE

COMITÉ ÉDITORIAL

J.-C. AMIARD, Service d'Ecotoxicologie, Université de Nantes, 1 rue Gaston Veil, 44035 Nantes cedex.

F. ATHIAS-BINCHE, Laboratoire Arago, 66650 Banyuls-sur-Mer.

M. BARBERO, Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne, Université de Provence, case 461 bis, Avenue Escadrille Normandie Niemen, 13397 Marseille cedex 13.

D. BELLAN-SANTINI, Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume, rue Batterie des Lions, 13007 Marseille.

F. BLASCO, ICIV - Institut de la Carte Internationale de la Végétation - 13, avenue du Colonel Roche, BP. 4403, 31405 Toulouse Tedex.

J.-P. CANCELA DA FONSECA, Laboratoire de Biologie Végétale et d'Ecologie Forestière, route de la Tour Dénecourt, 77300 Fontainebleau.

H. DECAMPS, C.E.R.R., C.N.R.S. 29 rue Jeanne Marvig, 31055 Toulouse cedex.

M. DUFRENE, Unité d'Écologie et de Biogéographie, Université catholique de Louvain, Croix du Sud, 5 B - 1348 Louvain-la-Neuve, Belgique.

M. ECHAUBARD, Laboratoire de Zoologie, Institut National Agronomique Paris-Grignon, 16, rue Claude Bernard, 75231 Paris cedex 05.

B. ELKAIM, Laboratoire d'Hydriobiologie, Université Pierre et Marie Curie, 12 rue Cuvier, 75005 Paris.

A. FRANCOEUR, Université du Québec à Chicoutimi, 555 Boulevard de l'Université, Chicoutimi, Québec, G7H 2B1, Canada.

S.I. GHABBOUR, Département des Ressources Naturelles, Université du Caire, Giza, Egypte.

F. MALAISSE, Laboratoire d'Ecologie, Faculté Universitaire des Sciences Agronomiques de Gembloux, Passage des déportés, 2B - 5030 Gembloux, Belgique.

F. RAMADE, Laboratoire d'Écologie et de Zoologie, Université Paris-Sud, Bât. 442, 91405 Orsay cedex.

G. RELINI, Universitá di Genova, Laboratori di biologia marina, Ecologia animale, Via Balbi 5, 16126 Genova, Italie.

P. SILAN, URA-CNRS 698, « Biologie des Populations d'Helminthes Parasites » Station Méditerranéenne de l'Environnement Littoral, Université de Montpellier II, 1 Quai de la Daurade, 34200 Sète.

D. SIMBERLOFF, 109 Conradi Bldg, dept. of Biological Science, Florida State University, Tallahassee, FL 32306-2043, USA.

B. SOUCHIER, Laboratoire de Biologie Alpine, Université J. Fourier, B.P. 53X, 38041 Grenoble cedex.

P. TREHEN, Station Biologique de Paimpont, 35380 Plélan-le-Grand.

M. USHER, Scottish Natural Heritage, 2 Anderson Place, Edinburgh, EH6 5NP, Scotland, U.K.

ÉDITEUR

P. BLANDIN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

COMITÉ DE RÉDACTION

P. BLANDIN, J.-P. CANCELA DA FONSECA, R. DAJOZ, L. PALKA

Muséum National d'Histoire Naturelle,
Laboratoire d'Écologie Générale,
4, avenue du Petit Château - 91800 Brunoy

Association Loi 1901 - reconnue d'utilité publique - ISSN 1259-5314 – TVA : FR 34 32 60 85 263 - SIRET 32 60 852 63 00019

Ecologie, t. 25 (4) 1994 : 211-215

SEASONAL CHANGES OF PH, ORGANIC CARBON, TOTAL NITROGEN, CALCIUM AND ALUMINUM IN A FOREST TOPSOIL*

Walter W. WENZEL, Guntram ALGE, Anton BRANDSTETTER & Winfried E.H. BLUM

Institute of Soil Science, University of Agriculture Gregor-Mendel-Straße 33, A-1180 Vienna, Austria

SUMMARY
(original scientific paper)

We determined pH, organic carbon, total nitrogen, water-soluble and exchangeable Ca and Al as well as Al bound to organic matter in the topsoil of a temperate forest ecosystem at six dates between April 1991 and April 1992. pH, organic carbon and Ca and Al extractable by water, 0.1 M $BaCl_2$ and 0.05 M Na_2-EDTA varied significantly with time. The variations in 0.1 M $BaCl_2$ (exchangeable) and 0.05 M Na_2-EDTA (organically-bound) fractions of Ca and Al indicated changes in the soil solid phase speciation of these metals. Water-soluble Ca was depleted by plant uptake during the vegetation period, water-soluble Al was inversely related to pH. The pronounced seasonal variation of the Ca/Al ratios in water give evidence for seasonal decoupling of acid consuming and producing processes. Accordingly, the buffer capacity of the forest topsoil against external acidification was probably exceeded in summer 1991. The pronounced seasonal variation of the aqueous and soil solid phase should be considered for the experimental design of studies on the seasonal variation of biological and biochemical soil characteristics.

KEY WORDS : Seasonal variation - Forest soil - pH - Organic matter - Total nitrogen - Calcium - Aluminum.

RÉSUMÉ
(travail original)

VARIATION SAISONNIERE DU PH, DE LA MATIERE ORGANIQUE, DE L'AZOTE TOTAL, DU CALCIUM ET DE L'ALUMINIUM DANS L'HORIZON SUPERFICIEL D'UN SOL FORESTIER.

Nous avons analysé la variation spatio-saisonnière du pH, de la matière organique, de l'azote total, du calcium et de l'aluminium solubles dans l'eau et échangeables ainsi que l'aluminium fixé à la matière organique dans l'horizon superficiel d'un sol forestier sous climat tempéré en Autriche.

Les variations saisonnières sont souvent supérieures aux variations spatiales surtout en ce qui concerne le pH, la matière organique, le calcium et l'aluminium solubles dans l'eau et échangeables ainsi que l'aluminium fixé à la matière organique.

Ces résultats montrent qu'il est nécessaire d'observer ces phénomènes pour l'installation et l'évaluation d'expérimentations dans le but principal d'étudier la variation saisonnnière et spatiale des caractéristiques biologiques et biochimiques des sols.

MOTS CLÉS : Variation saisonnière - Sol forestier - pH - Matière organique - Azote total - Calcium - Aluminium.

INTRODUCTION

Soils are an essential part of terrestrial ecosystems as a transition between the atmosphere, lithosphere, hydrosphere and biosphere, and determine the physical and chemical living conditions which govern the spatial and temporal occurrence and the development of many biota (ALEXANDER 1977).

Accordingly, information on spatial and temporal changes of physical and chemical soil characteristics which may affect soils as a habitat is important for the prediction of the dynamics of these systems.

Some studies have indicated that seasonal changes of organic carbon, pH and exchangeable cations may be as large as spatial heterogeneity (HAINES & CLEVELAND 1981, WEAVER & FORCELLA 1979, WENZEL *et al.* 1993). Generally, the greatest spatial as well as seasonal variation is expressed in topsoils, where soil biota are usually most abundant.

*Actes du Congrès Européen d'Ecologie ; version finale reçue le 30 septembre 1994.

In the present study, we report on the seasonal variation of soil pH, organic carbon, total nitrogen, Ca and Al in a strongly acidic topsoil of a mixed temperate forest.

MATERIALS AND METHODS

SITE AND SOILS

The experimental site (470 m above sea level, exposition : E, topographic position : middle slope, slope gradient 2°-3°) is located near Eggelsberg/Innviertel in Upper Austria. The longterm means of annual precipitation, and ambient temperature measured at a nearby meteorological station (Ranshofen), are about 1038 mm and the mean temperature is 7.8°C respectively. Monthly means of temperature and precipitation are shown in Figure 1 (ANONYMOUS, 1987). The vegetation is a mixed forest dominated by beech (*Fagus sylvatica* L.) and spruce (*Picea abies* L.), with lesser stands of silver-fir (*Abies alba* Mill.), Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.), and oak (*Quercus robur* L. and *Quercus petraea* Liebl.). The soils are well drained Luvi-Calcaric Cambisols (FAO-Unesco 1988) on Wuermian till. The texture of the A_h-horizon is silt loam, the humus of mor type (ALGE *et al.* 1991).

SOIL SAMPLING

Topsoils (A_h horizons, 0-5 cm) were sampled from 43 subplots (diameter 3 m) within a visually homogenous area of about 0.5 ha. In April, June, August and November 1991, and in January and April 1992, 20 subsamples were taken with a 2 cm diameter soil probe from each subplot and mixed prior to analysis.

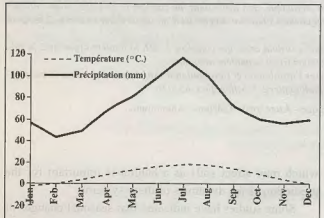


FIG. 1.– Mean monthly air temperature and precipitation at a nearby climate station.
Moyennes mensuelles de la température de l'air et des précipitations dans une station météorologique proche.

ANALYTICAL PROCEDURES

The composite samples from each subplot were sieved (< 2 mm Ø) immediately after sampling. Part of the sample was stored at 4°C, the rest was air-dried and stored at room temperature (20 - 25°C). A small subsample of the latter was dried (105°C, 24h) and ground. Analysis of fresh material was carried out within 6 days after sampling.

Chemical analysis were performed according to BLUM *et al.* (1989). Organic carbon and total nitrogen were determined on previously dried (105°C, 24h) and ground samples by dry combustion (Carlo Erba C-N-S Analyzer NA 1500 Series 2). PH of fresh samples was measured in water (soil : solution ratio 1:2.5 g mL^{-1}) with an ORION glass electrode after 2 h incubation without stirring. Exchangeable Ca and Al of fresh samples were determined by 2 h extraction with 0.1 M $BaCl_2$ at a soil : solution ratio of 1:20 g mL^{-1}, organically bound Al on air-dried samples after 2h extraction with 0.05 M Na_2EDTA (soil : solution ratio 1:10 g mL^{-1}), and water soluble Ca and Al on fresh samples by extraction with water (soil : solution ratio 1:5 g mL^{-1}). All cations were measured by plasma emission spectrometry (Spectrametrics IIIb).

STATISTICS

Spatial variation was expressed by the standard deviations (s). The significance of seasonal versus spatial variation of the log-transformed data was evaluated by a two-way ANOVA (MCPHERSON 1990), the degrees of multiple determination (R^2) are presented along with the level of significance.

RESULTS AND DISCUSSION

Between April 1991 and April 1992, pH in the soil plots varied between 3.4 and 4.0 (FIG. 2). The lowest pH values were observed in June and November 1991.

Total nitrogen (FIG. 3) increased steadily from 4.8 g kg^{-1} in April 1991 to 5.3 g kg^{-1} in January 1992, and dropped below 4.7 in April 1992. Between April 1991 and January 1992, the content of organic carbon (FIG. 4) was close to 110 mg kg^{-1} and, along with nitrogen, decreased rapidly to 91 mg kg^{-1} in April 1992.

The seasonal patterns of the two Ca fractions varied independently (FIG. 5). Between April 1991 and January 1992, the 0.1 M $BaCl_2$-exchangeable Ca (FIG. 5a) followed the changes in pH (FIG. 2), but decreased between January and April 1992 while pH increased. Water-soluble Ca (FIG. 5b) decreased between April and August 1991 from about 25 to less than 3 mg kg^{-1}, and increased again until the end of the experiment. The pronounced decrease of water-soluble Ca during the vegetation period (April - August 1991) was not related to

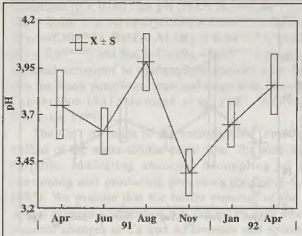


FIG. 2.– Seasonal changes in pH.
Variations saisonnières du pH.

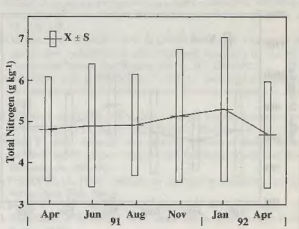


FIG. 3.– Seasonal changes in total nitrogen.
Variations saisonnières de l'azote total.

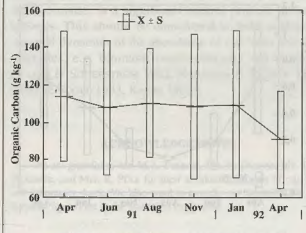


FIG. 4.– Seasonal changes in organic carbon.
Variations saisonnières du carbone organique.

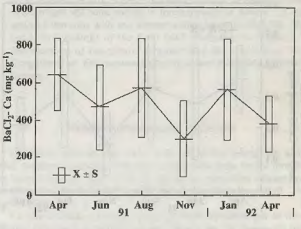


FIG. 5A.– Seasonal changes of 0.1 M $BaCl_2$ extractable Ca.
Variations saisonnières du calcium extrait dans du BaCl2 0.1 M.

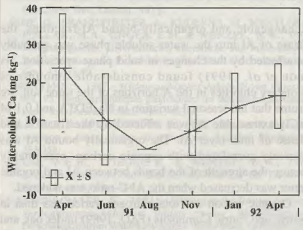


FIG. 5B.– Seasonal changes of water extractable Ca.
Variations saisonnières du calcium en solution.

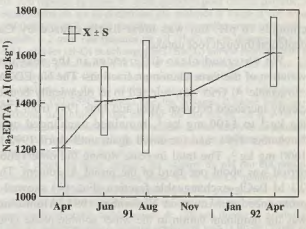


FIG. 6A.– Seasonal changes of Na2-EDTA extractable Al.
Variations saisonnières de l'aluminium extrait dans du Na2-EDTA.

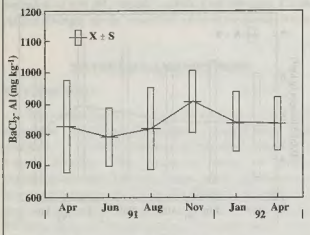


FIG. 6B.– Seasonal changes of 0.1M $BaCl_2$ extractable Al.
Variations saisonnières de l'aluminium extrait dans du BaCl2 0.1 M.

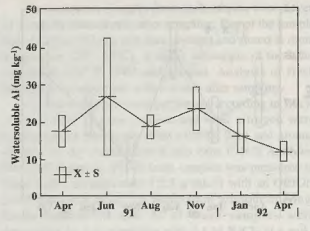


FIG. 6C.– Seasonal changes of water extractable Al.
Variations saisonnières de l'aluminium en solution.

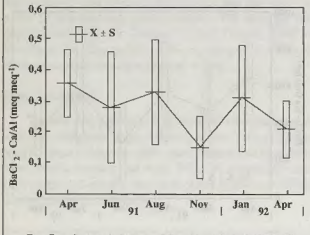


FIG. 7A.– Seasonal changes of Ca : Al - ratio in 0.1M $BaCl_2$.
Variations saisonnières du rapport Ca/Al extrait dans du BaCl2 0.1 M.

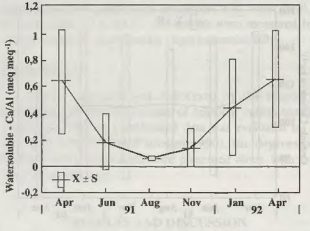


FIG. 7A.– Seasonal changes of Ca : Al - ratio in water.
Variations saisonnières du rapport Ca/Al en solution.

changes in pH, but was most likely caused by Ca-depletion through root uptake.

We observed clear differences in the seasonal variation of the three aluminum fractions. The Na_2EDTA-extractable Al (FIG. 6a), referred to as organically bound, clearly increased between April and June 1991 from 1200 mg kg^{-1} to 1400 mg kg^{-1}, remained unchanged until November 1991, and increased again until April 1992 to 1600 mg kg^{-1}. The total increase during the observation period was about one third of the initial Al-content. The 0.1 M $BaCl_2$-exchangeable fraction (FIG. 6b) showed a pronounced maximum in November 1991. Aluminium was the dominant cation in the water soluble phase (FIG. 7), and was inversely correlated with pH, indicating that Al determined the pH in this strongly acidic soil. As no correlation was found between water soluble Al and the exchangeable and organically-bound Al-fractions, the release of Al into the water soluble phase was probably not affected by the changes in solid phase speciation. As ALGE *et al.* (1991) found considerable amounts of secondary chlorites in the A-horizons of the same soil, we assume that the seasonal variation in Na_2EDTA and 0.1 M $BaCl_2$ extractable Al was affected by the fixation and release of inter-layer Al. The organically bound Al was inversely correlated with organic carbon, presumably because the strength of the bonds between Al and organic matter was decreased when the Al-C-ratio was widened.

Organic carbon and total nitrogen varied less than in Dystric and Eutric Cambisols (FAO, 1989) under oak and beech stands in the Vienna Woods, Austria (WENZEL *et al.*, 1993). Even though, the detected seasonal changes evaluated by a two-way ANOVA, were statistically

significant ($p < 0.001$) for pH (H_2O) ($R_2 = 0,84$***), OC ($R_2 = 0,66$***), Al in H_2O ($R_2 = 0,64$***), $BaCl_2$-Al ($R_2 = 0,58$***), EDTA-Al ($R_2 = 0,61$***), H_2O-Ca ($R_2 = 0,65$***) and $BaCl_2$-Ca ($R_2 = 0,65$***). Significant seasonal variations in exchangeable cations were found also for North American forest and range soils (HAINES & CLEVELAND 1981, HAMMER *et al.* 1987, WEAVER & FORCELLA, 1979).

The Ca : Al ratios of the exchangeable (FIG. 7a) as well as of the water-soluble phase (FIG. 7b) were highly variable, indicating seasonal decoupling of acid consuming and producing processes (CASSENS-SASSE 1987). We assume that the buffer capacity of the soil against external acidification was limited by such inherent seasonal changes in Ca and Al contents and speciation (ULRICH 1991).

Our results indicate that seasonal variation of the chemical speciation of elements due to biogeochemical cycling (i.e. Ca), decomposition and humification of organic matter is a significant naturel process in forest topsoils. This should be considered in field studies on seasonal dynamics of the abundance of soil biota and their activities, e.g. biomass, respiration and soil enzymes (BAATH & SÖDERSTRÖM 1982, HARRISON & PEARCE 1979, HUNT & FOGEL 1983, KAURI 1982).

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to MR. M.A. POLLAK, MR. N. FARCAS, MR. E.W. BRAUNER, and Mrs. R. PÖLL for their invaluable support of our field and laboratory work. We also want to express our thanks to Dr. Ch. RIEDLER for advice in the statistical evaluation.

REFERENCES

ALEXANDER, M., 1977.– *Introduction to soil microbiology*. Wiley and Sons, New York, London : 467 p.

ALGE, G., BRANDSTETTER, A., KUDERNA, M., MENTLER, A., POLLAK, M.A., UNGER, E.M. & WENZEL, W.W., 1991.– Morphologische, physikalische, chemische und mineralogische Kennzeichnung der Exkursionsprofile. *Mitt. Österr. Bodenkundl. Ges.*, 43 : 35-80.

ANONYMOUS, 1987.– *Hydrographisches Jahrbuch von Österreich, Vol. 95*. Hydrographisches Zentralbüro im Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien : 453 p.

BAATH, E. & SÖDERSTRÖM, B., 1982.– Seasonal and spatial variation in fungal biomass in a forest soil. *Soil Biol. Biochem.*, 14 : 353-358.

BLUM, W.E.H., SPIEGEL H. & WENZEL, W.W., 1989.– *Bodenzustandsinventur*. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien : 95 p.

CASSENS-SASSE, E., 1987.– *Witterungsbedingte saisonale Versauerungsschübe in Böden zweier Waldökosysteme*. Forschungszentrum Waldökosysteme / Waldsterben, Göttingen, Reihe A : 242 p.

FAO-UNESCO, 1988.– Soil map of the world. Revised legend. *World Soil Resources Report*, 60, FAO, Rome : 138 p.

HAINES, S.G. & CLEVELAND, G., 1981.– Seasonal variation in properties of five soils in southwest Georgia. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 45 : 139-143.

HAMMER, R.D., O'BRIEN, R.G. & LEWIS, R.J., 1987.– Temporal and spatial soil variability on three forested landtypes on the Mid-Cumberland Plateau. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51 : 1320-1327.

HARRISON, A.F. & PEARCE, T., 1979.– Seasonal variation of phosphatase activity in woodland soils. *Soil Biol. Biochem.*, 11 : 405-410.

HUNT, G.A. & FOGEL, R., 1983.– Fungal hyphal dynamics in a western Oregon douglas-fir stand. *Soil Biol. Biochem.*, 15 : 641-649.

KAURI, T., 1982.– Seasonal fluctuations in numbers of aerobic bacteria and their spores in four horizons of a beech forest soil. *Soil Biol. Biochem.*, 14 : 185-190.

McPHERSON, G., 1990.– *Statistics in scientific investigation*. Springer-Verlag, New York : 666 p.

ULRICH, B., 1991.– An ecosystem approach to soil acidification. - *In* : ULRICH B. & SUMNER, M.E. (eds.), *Soil Acidity*. Springer-Verlag, Berlin : 28-56.

WEAVER, T. & FORCELLA, F., 1979.– Seasonal variation in soil nutrients under six Rocky Mountain vegetation types. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 43 : 589-593.

WENZEL, W.W., BRANDSTETTER, A., POLLAK, M.A., MENTLER, A. & BLUM, W.E.H., 1994.– Seasonal changes of organic matter, pH, nitrogen and some metals in forest topsoils in Austria : A case study of two soils with and without a litter layer. *In* HUANG, P.M. (ed.), *Proceedings of the First ISSS-Workshop on Impacts of Interactions of Inorganic, Organic and Microbiological Soil Components on Environmental Quality*, Lewis Publishers, Chelsea : In press.

VERSION FRANÇAISE ABRÉGÉE

Ce travail présente des valeurs de pH et des teneurs en azote total, carbone organique, calcium et aluminium dans un sol forestier en haute-Autriche, dans le but de suivre les variations saisonnières au cours d'un cycle annuel à partir de relevés effectués d'avril 1991 à avril 1992.

Le site d'étude est situé dans une forêt dominée par le hêtre (*Fagus sylvatica*) et l'épicea (*Picea abies*), sur un humus de type mor et sur sol limoneux. Le dispositif de terrain et le protocole d'échantillonnage sont les suivants: 43 parcelles de 3 mètres de diamètre ont été délimitées et réparties dans une zone d'environ 0.5 ha. A 6 reprises au cours du cycle annuel et pour chaque parcelle, 20 échantillons de sol (0-5 cm) ont été prélevés à l'aide d'une sonde pédologique de 2 cm de diamètre, puis immédiatement mélangés et tamisés à 2 mm. Les mesures de pH (H_2O) et les dosages de Ca et d'Al solubles (H_2O) et échangeables ($BaCl_2$) ont été réalisés dans les 6 premiers jours suivant la date d'échantillonnage, sur du sol non traité et stocké à 4°C. Les dosages d'Al extrait dans Na_2-EDTA ont été réalisés sur du sol séché à l'air et conservé à température ambiante (20-25°C), tandis que les dosages d'azote total et de carbone organique l'ont été sur du sol séché 24 h à 105°C. L'ensemble des données a été soumis à une analyse de variance (ANOVA) à deux niveaux de classification. Les résultats des dosages sont présentés par kg de sol sec.

Au cours du cycle annuel, les valeurs de pH ont été presque constantes, oscillant seulement entre 3.4 et 4.0. La quantité d'azote total a été la plus faible au printemps et la plus élevée en hiver, passant de 4.8 g en avril 91 à 5.3 g en janvier. La quantité de carbone organique est restée stable autour de 120 mg durant le printemps, l'été et l'automne. Elle a diminué seulement vers la fin de l'hiver et a atteint 91 mg en avril 92. La quantité de Ca échangeable est passée de 650 mg en avril 91 à 400 mg en avril 92. Elle a été la plus faible à l'automne, avec environ 300 mg en novembre. La quantité de Ca

soluble a été presque 100 fois plus faible et a suivi une cinétique différente. Elle a d'abord diminué de façon constante du printemps à l'été, passant de 25 mg en avril 91 à près de 3 mg en août. Elle a ensuite augmenté, également de façon constante, jusqu'au printemps pour atteindre près de 15 mg en avril 92. La quantité d'Al extrait dans Na_2-EDTA a augmenté à deux reprises, au printemps et en hiver, passant de 1200 mg en avril 91 à 1600 mg en avril 92 avec un palier autour de 1400 mg de juin à novembre. La quantité d'Al échangeable a augmenté uniquement en automne, passant de 800 mg en août à près de 900 mg en novembre, puis a rejoint son niveau initial. Le rapport Ca/Al échangeable a montré que la quantité d'Al a été constamment plus élevée que celle du Ca, notamment en automne. Enfin, la quantité d'Al soluble a été la plus élevée au début de l'été, avec près de 30 mg en juin, et en automne avec près de 25 mg en novembre. L'analyse de variance a révélé des différences significatives pour tous les éléments, excepté pour l'azote total.

Ecologie, t. 25 (4) 1994 : 217-230

DYNAMIQUE DES SOLS ET DE LA VÉGÉTATION EN MILIEU ALLUVIAL CARBONATÉ*

Fabrice BUREAU, Claire GUENAT, Karin HUBER & Jean-Claude VEDY

Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Institut d'Aménagement des Terres et des Eaux, Laboratoire de Pédologie, CH - 1015 Lausanne

SUMMARY
(original scientific paper)

SOIL AND VEGETATION DYNAMICS IN A CALCAREOUS ALLUVIAL SYSTEM. EXAMPLE OF THE UPPER SARINE (SWITZERLAND)

This research has two aims : 1) to understand the alluvial regime by studying the relations between soil and vegetation in the upper course of a river that carries calcareous alluvium, 2) to determine to what extent a study of the soil can provide the information needed for modelling the evolution of alluvial zones

Comparison between the spatial distribution of soils and plant communities with the history of the river suggests pedological descriptors of evolution for alluvial soils. Although the soil is young, rich in carbonate (calcareous FLUVISOL) and with only weakly developed morphology, its evolution is marked by increases in organic carbon, nitrogen and exchangeable cations in humus. The rate of development can be calculated from the time taken to lose the carbonate. This rate is shown to be related to the evolution of vegetation in order to explain changes in the alluvial environment.

KEY WORDS : River alluvial soil - Fluvisol - Alluvial dynamics - Soil vegetation relationships - Carbonated soils.

RÉSUMÉ
(travail original)

Cette étude a deux objectifs : 1) appréhender la dynamique alluviale au niveau du cours supérieur d'une rivière, en milieu carbonaté au travers des relations sol - végétation, 2) déterminer dans quelle mesure l'étude des sols peut contribuer à fournir des éléments de base pour l'établissement de modèles d'évolution des zones alluviales.

La confrontation de la répartition spatiale actuelle des sols et de la végétation (approche synchronique) avec l'évolution historique de la rivière (approche diachronique) permet de proposer des critères d'évolution adaptés aux sols alluviaux du lit majeur. Malgré la faible différenciation morphologique de ces sols jeunes, riches en carbonates (FLUVIOSOLS carbonatés), on note une évolution des critères physico-chimiques (augmentation des stocks de carbone organique d'azote et d'éléments échangeables de l'humus) allant de pair avec la complexification de la végétation. La vitesse de la pédogenèse est estimée par le calcul du temps de décarbonatation des sols. Ce paramètre est confronté à l'évolution de la végétation afin d'expliciter la vitesse de transformation de la zone alluviale.

MOTS CLÉS : Sols alluviaux fluviatiles - Fluviosols - Dynamique alluviale - Relations sol végétation - Sols carbonatés.

INTRODUCTION

Les zones alluviales, dont l'intérêt écologique est indéniable (richesse floristique et faunistique ; structure, fonctionnement et dynamique complexes) figurent parmi les écosystèmes les plus menacés en Europe. Ces « *lieux périodiquement ou épisodiquement inondés qui bordent les torrents, les rivières, les fleuves et souvent aussi les lacs* » sont en voie de disparition (KUHN & AMIET, 1988). Conscient de l'urgence de la sauvegarde de ces milieux, le Conseil de l'Europe (1982) a notamment recommandé aux divers Etats membres d'établir un inventaire des forêts alluviales de leur pays et de prévoir des mesures de protection et de conservation. La Suisse décida de suivre ces recommandations et inventoria sur son territoire 169 sites alluviaux dits d'importance nationale (KUHN & AMIET, 1988) qui firent par la suite l'objet d'une cartographie de la végétation (GALLANDAT *et al.*, 1993). Les conclusions de ces travaux font état d'une diminution des communautés végétales typiquement alluviales en réponse aux modifica-

* Manuscrit reçu le 24 juin 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 27 février 1995

tions du milieu induites par les activités humaines (traitements sylvicoles, aménagements hydrauliques...). Ce phénomène se vérifie également dans d'autres pays européens (YON & TENDRON, 1981) comme l'illustrent les exemples du Rhin (CARBIENER *et al.*,1988) et du Rhône (BRAVARD *et al.*, 1986 ; GIREL & DOCHE, 1983 ; PAUTOU, 1983,1988. PAUTOU & WUILLOT, 1989). La législation suisse (Conseil Fédéral, 1992) prévoit, hormis la conservation des sites inventoriés, la protection, la reconstitution ou, à défaut, le remplacement de la zone alluviale en cas d'atteinte. Ceci sous-entend l'existence de modèles prévisionnels d'évolution des zones alluviales A l'heure actuelle, des modèles d'évolution basés sur la dynamique de la végétation sont proposés dans la littérature, pour des systèmes fluviaux principalement au niveau de leurs cours moyen (CARBIENER,1983 ; BRAVARD *et al.*,1986 ; PAUTOU,1984 a et b). Quant aux données existantes sur l'évolution du sol, elles concernent des sols d'origine alluviale ayant subi une pédogenèse de longue durée, essentiellement sur des terrasses quaternaires (BILZI & CIOLKOSZ, 1977 ; BORNAND, 1978 ; GERRARD, 1987 ; GURY, 1990 ; MIEDEMA, 1992). Les données sur la formation du sol lors des phases initiales depuis la colonisation des sédiments bruts sont limitées (HELLER, 1969 ; NANSON & BEACH, 1977 ; MARION *et al.*, 1993). Dans le cas présent, notre étude a deux objectifs : 1) appréhender la dynamique alluviale au niveau du cours supérieur d'une rivière en milieu carbonaté au travers des relations sol - végétation, 2) mieux cerner la notion de temps d'évolution par l'approche pédologique. Ce travail établit un système référentiel en zone naturelle, préambule nécessaire à l'étude de l'effet des modifications anthropiques, comme l'endiguement, sur les zones alluviales (BUREAU *et al.*, à paraître).

PRÉSENTATION DU SITE

Le site d'importance nationale, « Les Auges de Neirivue » (FIG. 1) est localisé dans les Préalpes fribourgeoises, près de Bulle (canton de Fribourg), à 750 m d'altitude, au niveau du cours moyen de la Sarine, affluent de l'Aar (bassin du Rhin). Ce site se subdivise en deux zones : une zone endiguée, au sud ; une zone, encore soumise à l'action des crues comme l'atteste la diversité des groupements végétaux qui la composent (GALLANDAT *et al.*, 1993), au nord. Notre étude concerne plus particulièrement cette zone active de 28 ha, le site couvrant 78 ha au total.

CLIMAT

Le site est soumis à un climat de type préalpin (FALLOT, 1991) : pluviométrie moyenne annuelle de 1200 mm (maximum estival de 392 mm et minimum hivernal de 228 mm) ; la température moyenne annuelle est de 7,1°C (valeurs les plus élevées en juillet avec une moyenne de 16,5°C, valeurs les plus basses en janvier avec une moyenne de - 2,1°C).

HYDROLOGIE

Avec un coefficient minimal (rapport du débit minimal au débit moyen) de 0,5 et une amplitude (rapport du débit maximal au débit minimal) de 3,5 (JATON, 1982), le régime de la Sarine est un régime nival de transition. Le débit annuel moyen est de 23,7 m³/s (maximum en mai avec 43,8 m³/s et minimum en janvier avec 12,4 m³/s) ; le plus fort débit de pointe fut observé en septembre 1940 avec 480 m³/s. Ces caractéristiques montrent que la dynamique alluviale est ici essentiellement liée à l'effet mécanique des crues. Les phénomènes de submersion prolongée sont inexistants, contrairement à ce qui se déroule dans les grandes plaines alluviales européennes (Rhin, Rhône, Danube).

GÉOLOGIE

Depuis sa source jusqu'à la zone étudiée, la Sarine traverse successivement des terrains constitués de calcaires lithographiques, de marnes et de flysch (TERCIER & PUGIN, 1967). Les matériaux d'apport fluviatiles sont donc essentiellement constitués de graviers et de galets calcaires sublithographiques roulés (10 à 30 cm de diamètre) formant la grève alluviale. Ce substrat est souvent recouvert de dépôts plus ou moins épais (de quelques cm à 1 m) de matériel sableux carbonaté.

GÉOMORPHOLOGIE

La section du cours concernée présente une pente forte de 6.4 ‰ en moyenne, une largeur maximum du lit d'inondation de 400 m. Elle est caractérisée par une succession de bassins alluvionnaires séparés par des resserrements rocheux, points fixes du lit (GÉTAZ, 1986). Ainsi, le site « Les Auges de Neirivue » est encadré par deux verrous rocheux sur lesquels sont installés le barrage de Lessoc et le pont de Grandvillard (FIG. 1).

AMÉNAGEMENTS HYDRAULIQUES

Afin de préserver les terres riveraines contre les inondations et l'érosion, le cours de la Sarine a été endigué à partir de 1917 : « *les travaux consistèrent presque exclusivement en la construction de digues déterminant un lit de 30 à 45 m de largeur, la pente longitudinale moyenne variant entre 5 à 7 ‰* » (GÉTAZ, 1977). En resserrant le chenal principal, ces aménagements ont augmenté la capacité érosive de la rivière et provoqué ainsi un enfoncement du lit. Dans la partie sud du site, on trouve des ouvrages de protection du type gabion métallique (cylindre de grillage

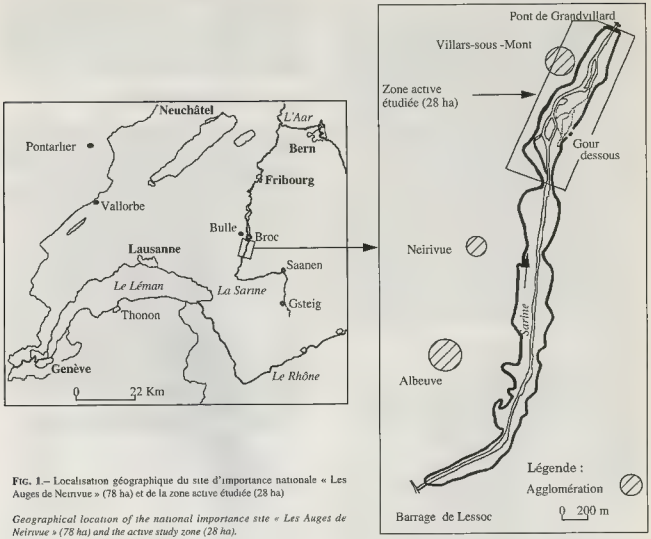


FIG. 1.– Localisation géographique du site d'importance nationale « Les Auges de Neirivue » (78 ha) et de la zone active étudiée (28 ha)

Geographical location of the national importance site « Les Auges de Neirivue » (78 ha) and the active study zone (28 ha).

remplı de galets) installés progressivement depuis 1920. Au niveau de la zone active, des gabions ont été mis en place sur la rive droite entre 1940 et 1950, la date exacte n'est pas connue (GÉTAZ, communication personnelle) ; seule une partie d'entre eux subsiste encore aujourd'hui.

La Sarine a aussi fait l'objet d'aménagements hydro-électriques. En amont du site, il existe deux barrages : celui de Rossinière et celui de Lessoc, respectivement en fonctionnement depuis 1972 et 1973. Le mode d'exploitation du barrage de Lessoc induit des variations journalières de débit allant de 3-5 m³/s (débit de dotation) à 41 m³/s (débit maximal restitué). L'influence mécanique des fortes crues peut encore se manifester au niveau du site : en effet, quand le niveau maximum du lac de retenue est atteint, l'excédent d'eau est évacué par des vannes de surface. Par contre, le barrage de Lessoc en bloquant les sédiments en provenance de l'amont provoque un déficit de charriage en aval (GÉTAZ, 1986).

DÉMARCHE ET MÉTHODES

Pour appréhender la dynamique alluviale au travers des relations sol - végétation, nous avons choisi d'utiliser les approches synchronique et diachronique classiques, complétées par la recherche de critères d'évolution des sols.

APPROCHE SYNCHRONIQUE

En phytosociologie, l'approche synchronique est définie comme l'analyse des variations spatiales de la structure et de la composition floristique des communautés végétales présentes à un instant donné dans un espace plus ou moins homogène (LEPART & ESCARRE, 1983). Nous avons tenté d'appliquer cette démarche aux sols en analysant leur répartition spatiale actuelle, en relation avec la végétation, le long de six transects perpendiculaires au cours principal de la rivière (HUBER, 1993). La base topographique a été établie par nivellement. Cette méthode nous a permis de distinguer des secteurs auxquels sont associés des ensembles de sols. Ces derniers ont été différenciés sur des critères morphologiques (profondeur, texture, degré de développement et netteté de la structure) et caractérisés par un profil type, correspondant au sol spatialement le plus représenté La végétation est décrite à l'aide de la carte au 1/10 000 (GALLANDAT *et al.*, 1993). L'âge du peuplement est mesuré par dendrométrie (prélèvement à la tarière de Pressler). La dénomination des horizons et des sols fait appel au Référentiel Pédologique (A.F.E.S., 1992).

APPROCHE DIACHRONIQUE

L'approche diachronique consiste à observer dans le temps les modifications de la végétation d'une station (LEPART & ESCARRE, 1983). Dans notre cas, cette démarche est basée sur l'interprétation de cartes topographiques anciennes (échelle : 1/25000 ; le document le plus ancien date de 1840) et de photographies aériennes du site (clichés noir-blancs 1/25000 réalisés durant la période estivale en 1930, 1943,1955,1969, 1974, 1980, 1986 et 1992, agrandis au 1/5000). A partir de ces dernières, diverses catégories de milieux ont été identifiées (l'eau libre, les sédiments nus, les formations herbacées et les formations boisées). Leur importance spatiale a été mesurée et a permis le calcul d'un indice de colonisation par la végétation (I_c) :

$$I_c = \frac{\text{surface colonisée}}{\text{surface colonisable}}$$

$$I_c = \frac{\text{(surface couverte par les formations herbacées et boisées)}}{\text{(surface couverte par les sédiments nus, les formations herbacées et boisées)}}$$

Remarque : les surfaces sont ici exprimées en pourcentage de « surface alluviale » (surface totale du site de laquelle est soustraite la surface des zones anthropisées).

Les profils en long du lit de la Sarine réalisés en 1916 et 1982 par le Service des eaux et endiguements du canton de Fribourg viennent compléter les documents cartographiques et photographiques. Les crues importantes ont été répertoriées grâce aux mesures effectuées à la station hydrologique de Broc depuis 1922, située 7,5 km en aval du site.

CRITÈRES D'ÉVOLUTION DES SOLS

Il est possible d'exprimer certains éléments de l'humus (sens large) sous forme de stock en tonne par hectare Le calcul du stock prend en compte la concentration de l'élément, la densité apparente et l'épaisseur de l'horizon.

La vitesse de la pédogenèse est calculée par le biais du temps nécessaire à la décarbonatation partielle de l'horizon organo-minéral de surface ($T_{déc}$ exprimé en année). Le temps de décarbonatation est un rapport entre la perte en calcium observée depuis la mise en place de l'horizon organo-minéral et la quantité de calcium susceptible d'être lixiviée annuellement. Cette quantité est estimée égale à la concentration moyenne en calcium de la solution du sol de l'horizon de surface. La solution du sol est extraite par centrifugation (KELLER, 1989 ; REYNOLDS, 1984) et filtrée à 0,45 µm ; le calcium est dosé par spectrométrie d'émission de plasma La solution du sol a été analysée pendant une année, de décembre 1992 à décembre 1993.

Le calcul général est donné par la formule suivante :

$$T_{déc.}\,(\text{en année}) = \frac{(da \times h \times ([CaCO_3]\ \text{Aca ou Jsca} - [CaCO_3]\text{Dca}) \times 4)}{(P\text{-}E) \times [Ca^{++}]\ \text{solution du sol}}$$

avec : da = densité apparente (g cm^{-3}) ;

h = épaisseur de l'horizon de surface (cm) ;

[$CaCO_3$] Aca ou Jsca = teneur en carbonate dans l'horizon Aca ou Jsca, horizon organo-minéral de surface (g/100g) ;

[$CaCO_3$] Dca = teneur en carbonate dans la terre fine de l'horizon Dca, grève alluviale (g/100g) ;

P = précipitation annuelle = 13,29 l dm^{-2} an^{-1} ;

E = évapotranspiration réelle = 0,33 x P = 4,38 l dm^{-2} an^{-1}.

[Ca^{++}] solution du sol= concentration moyenne annuelle de calcium dans la solution du sol de l'horizon Aca ou Jsca en g l^{-1}.

La validité de ce calcul est liée aux hypothèses suivantes :

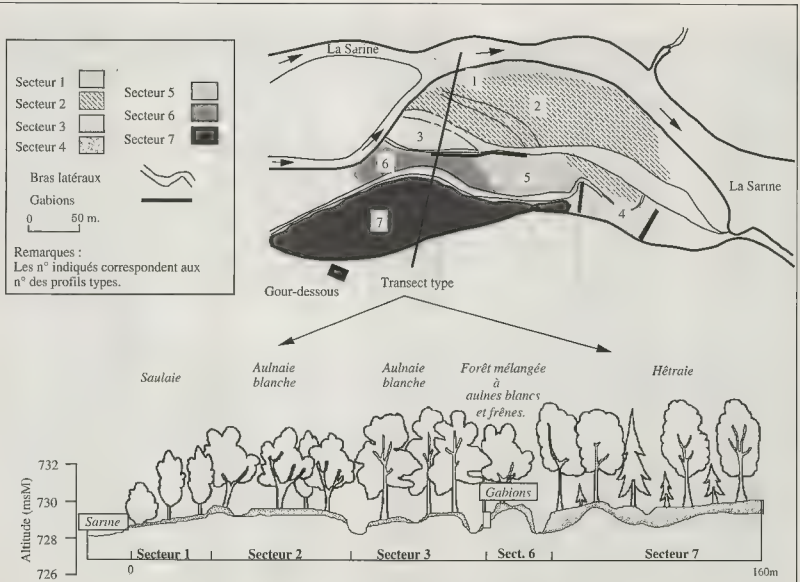


FIG. 2.- Cartes des secteurs pédologiques et transect type.
Map of pedological sectors and transverse section

TABLEAU I.– Caractéristiques physico-chimiques des profils types.
Chemical and physical characteristics of soils profiles

Profil	Horizon	Prof.	Coul.[1]	Da[2]	pH[3]	$CaCO_3$[4]	$C_{org.}$[5]	N tot.[6]	C/N	GRANULOMÉTRIE[7] > 2 mm	S	L	A	BASES ÉCHANGEABLES[8] K	Ca	Mg	Na	S	TAMM[9] Fe	Al	M.J.[9] Fe	Al
		cm		g/cm³		%	%	%		%	%	%	%	meq/100 g					‰	‰	‰	‰
1	Jsca	0-5	10YR5/1	0 94	7 6	65	1 5	0 13	12	5	70	20	10	0 28	10 58	0 49	0 29	11 64	1 13	0 19	5.75	0 42
	JscaDca	15	10YR5/1		7.8	66	0 9	0 10		70	74	17	9	0 33	9 38	0.49	0 27	10.47	1 12	0 19	5.37	0 60
	Dca 1	15 48			8 4	69	0 1	0 03		95	91	5	4	0 09	4 18	0 22	0 27	4.76	0 42	0.09	3 30	0 21
	Dca 2	48-60			8.5	68		0 04		95	88	7	5	0 05	4 51	0.25	0 27	5 08	0 51	0 12	3.82	0 62
2	Jsca h	0-8	10YR2/2	1 05	7 9	39	4 5	0 26	17	0	67	22	11	0 35	26.34	1.02	0 13	27.84	1.74	0.23	4.13	0.20
	Mca	8 22	10YR3/3	1 05	8 0	42	1 8	0 09		0	75	17	8	0 17	9.76	0 33	0.10	10.36	1 74	0.20	3.80	0 18
	IIMca	22-25	10YR4/3	1 06	7 9	35	1 8	0 10		0	59	31	10	0 15	12.47	0.43	0.11	13.16	2 53	0.25	5 59	0 30
	Dca	25-40			8.5	64	0.1	0.03		80	88	8	4	0.05	11.59	0.21	0.12	11 97	0 61	0.09	1.59	0.04
3	Jsac	0-10	10YR3/3	1 16	7.7	51	1 5	0 13	11	0	74	18	8	0 15	12 72	0.34	0.15	13.36	1 92	0 28	4.35	0 21
	Mca	10-20	10YR3/2	1 16	8 4	56	0 3	0 02		0	93	4	3	0 08	4 75	0 01	0 13	4 96	1 11	0 14	2 95	0 12
	IIMca	20-30	10YR4/2	1.16	8 0	45	0 6	0.04		0	97	3	1	0.04	7.58	0.15	0.15	7.93	1 67	0 16	5.55	0.25
4	Aca	0 25	10YR3/3	1 17	7 7	34	1 8	0 19	9	0	34	49	17	0 13	16 62	0.48	0 11	17.34	2 63	0 26	7 08	0 35
	AcaMca	25 40	10YR4/3	1 17	7 9	36	1 4	0 10		0	42	45	13	0 12	10.78	0.25	0 11	11 26	2.71	0 18	7 43	0.36
	Mcag	40-50	10YR3/1	1 27	8 0	44	0 6	0 05		0	66	22	12	0 07	7.44	0 13	0 09	7.73	2.71	0.30	5.85	0 24
	IIAca	50-60	10YR3/2	1.27	7 9	40	3.3	0.04		0	49	39	12	0.05	11.18	0.32	0.09	11.64	3.28	0.07	7.28	0.30
5	Aca 1	0-23	10YR3/2	1.16	7.7	34	2.1	0.15	14	0	37	49	14	0.21	15.02	0.33	0.16	15.72	3.23	0.38	7.38	0.37
	Aca 2	23-43	10YR3/2	1 21	7 8	36	1.4	0.11	13	5	39	49	12	0.15	12 67	0 33	0 15	13 31	3 51	0.38	6.28	0 30
	Dca	>43			8.6	59	0.1	0.01		80	94	4	3	0.20	3.77	0.12	0.17	4.26	0.56	0.07	2.88	0.11
6	Aca	0-25	10YR3/3	1.16	7 8	40	2.3	0 19	12	5	58	29	13	0 18	12 87	0.42	0 30	13.77	1.94	0 29	7.50	0.31
	AcaJpca	25-38	10YR3/3	1.21	7.8	46	1.3	0.12		10	67	23	10	0.08	10.68	0.32	0.28	11.36	1.59	0.26	6.62	0.28
	Dca	38 68			8 0	52	0 6	0 08		90	78	15	7	0.06	7.76	0.26	0.30	8 38	1.04	0.19	5.20	0 21
7	Aca	0-25	10YR3/3	1.03	7.5	32	3 1	0 27	12	5	39	42	19	0.22	18.76	0.61	0.29	19.88	2.48	0.46	9.45	0 51
	Jpca	25-50	10YR3/3	1 25	7.8	39	1.2	0 13		5	50	35	15	0.10	12 47	0 38	0 27	13.22	2.15	0.41	8.40	0.40
	JpcaDca	50-52	10YR3/3	1.25	8.1	45	0.7	0 07		5	69	22	9	0.06	8.74	0 27	0.26	9.33	1.54	0.30	7.02	0 28
	Dca	52-72			8 4	57		0 03		80	92	5	3	0 04	4 29	0 14	0 26	4.73	0 59	0 12	4 17	0 07

(**1**) Couleur (code Munsell), (**2**) densité apparente (cylindre de 100 cm^3), (**3**) pH_{eau} (rapport 1/2.5), (**4**) carbonates (réaction avec H_3PO_4 et dosage du CO_2 dégagé, mesure au Carmograph Wosthoff 8 ADG), (**5**) carbone organique (combustion et dosage du CO_2 dégagé, mesure au Carmograph Wosthoff 8-ADG), (**6**) azote total (minéralisation type Kjeldahl dosage par colorimétrie Technicon), (7) granulométrie : méthode de la pipette Robinson pour les argiles (A) et les limons (L), tamisage pour les sables (S), (**8**) capacité d'échange cationique au pH du sol (échange par KCl et NH_4Cl), (**9**) extraction du fer et de l'aluminium amorphe (TAMM, 1922) et cristallisé (MEHRA & JACKSON, 1960).

(1) la pluviométrie et l'évapotranspiration sont constantes au cours du temps ;
(2) la teneur en Ca^{++} de la solution du sol provient entièrement de la décarbonatation ;
(3) le développement du profil s'est effectué à partir d'un matériau dont la teneur en carbonates est initialement la même.

Les deux premiers points peuvent être admis en première hypothèse. L'évaporation réelle n'est pas connue. Elle est estimée au tiers des précipitations (JORDAN, 1992). Le troisième point pose le problème des apports susceptibles de renouveler le stock en carbonates du sol ; autrement dit, le temps de décarbonatation partielle calculé ne s'applique qu'aux sols morphologiquement monophasés ou polyphasés récents. Ce calcul n'est toutefois qu'une approximation, il ne tient pas compte de l'évolution de la concentration en Ca^{++} dans la solution du sol, autrement dit de l'évolution de la vitesse de décarbonatation au cours du temps.

RÉSULTATS

APPROCHE SYNCHRONIQUE : RÉPARTITION SPATIALE ACTUELLE DES SOLS ET DE LA VÉGÉTATION

Les figures 2 et 3 montrent la répartition des sept ensembles de sol et les profils types associés ; les caractéristiques physico-chimiques des sols sont données dans le tableau I. Tous les sols sont des FLUVIOSOLS carbonatés, à texture grossière, reposant sur une grève alluviale dans laquelle circule la nappe (pour l'année 1993, le niveau de la nappe mesuré dans le secteur 6 s'est situé entre 1,5 m et plus de 2,3 m). Ces conditions stationnelles (pH élevé, texture grossière, nappe circulante) freinent le développement de sols hydromorphes, limités à quelques situations exceptionnelles. Si pour les secteurs extrêmes (secteur 1 et 7), on parvient à expliquer la mise en place du sol et de la végétation, le cas des secteurs intermédiaires est plus délicat.

Le secteur 1 est colonisé par une saulaie à *Salix eleagnos* et *Salix daphnoides*. Il peut être atteint par les hautes eaux printanières et subir des phases d'érosion et/ou d'alluvionnement provoquant un renouvellement du substrat. Les sols (profil n° 1) présentent des propriétés encore très liées à la nature des alluvions (matériel sableux carbonaté) : ils sont peu profonds, très carbonatés, à texture grossière et présentent une structure particulaire. A l'opposé, soustrait à l'action directe de la rivière par éloignement et exhaussement, voire protection par les gabions, le secteur 7 est le domaine de la hêtraie. L'approfondissement et la décarbonatation partielle du sol (profil n° 7) s'accompagnent d'une différenciation texturale et d'une structuration plus nettes. Ces sols conservent cependant un caractère alluvial marqué : la brunification n'est amorcée que par le biais d'une faible libération d'argile et de fer à l'origine d'une structure polyédrique.

La variabilité des sols est importante dans les secteurs 2 et 3 (profil n° 2 et 3). Les peuplements végétaux de ces deux secteurs, hors d'atteinte des hautes eaux saisonnières mais pouvant être touchés par des crues importantes (d'intensité quinquennale), ont une strate arborescente dominée par *Salix eleagnos* et *Alnus incana* et une strate arbustive où l'on note la présence de *Fraxinus excelsior*. Ce décalage floristique entre les strates pourrait marquer le début de l'évolution vers la forêt à bois durs. Cette tendance est plus difficilement perceptible au niveau du sol. De même, dans le secteur 6, l'apparition de *Fraxinus excelsior* dans la strate arborescente n'est accompagnée que d'une faible différenciation morphologique du sol (profil n° 6). La présence de cette espèce pourrait être attribuée à la stabilisation du substrat et à une teneur élevée en limon (SCHNITZLER, 1988).

Le cas des profils n° 4 et 5 est particulier : représentatifs de secteurs « jeunes » (couverts par des aulnaies blanches), ils présentent un horizon de surface relativement bien structuré avec une teneur en limons élevée. Ces caractéristiques pourraient résulter d'un héritage de matériel déjà évolué (piégé par la végétation et/ou par les aménagements de type gabions, FIG. 2) et ne seraient donc pas le résultat d'une évolution *in situ*.

Quand on progresse du secteur 1 vers le secteur 7 (transect de la FIG. 2), les sols se répartissent selon un gradient topographique (distance par rapport au cours principal et niveau topographique par rapport au niveau moyen des eaux). Les FLUVIOSOLS les plus éloignés du cours sont les plus exhaussés et les plus différenciés : on est donc en présence d'une toposéquence de sols.

APPROCHE DIACHRONIQUE

La figure 4 reconstitue l'évolution historique de la zone étudiée pour la période 1930-1992. On note depuis 1930 une simplification du tracé de la rivière : l'eau libre occupe surtout le cours principal, les bras latéraux perdent de leur fonctionnalité. Les surfaces de sédiments nus ont tendance à diminuer au profit des surfaces boisées comme le montre l'augmentation régulière de l'indice de colonisation (I_c). Seule la période 1943-1955 ne suit pas ces tendances. Dans ce cas, on note une augmentation de la surface de sédiments nus liée en partie à un faible débit lors de la prise de vue mais surtout à un rajeunissement suite à des crues importantes (deux crues d'intensité quinquennale en 1944 et 1950, débit de pointe de 420 m^3/s, suivies de deux crues d'intensité décennale en janvier et février 1955, débit de pointe de 350 m^3/s). Sur la carte de 1955, on constate que si les emplacements correspondant aux actuels secteurs 1 à 5 ont été décapés, ceux correspondant aux secteurs 6 et

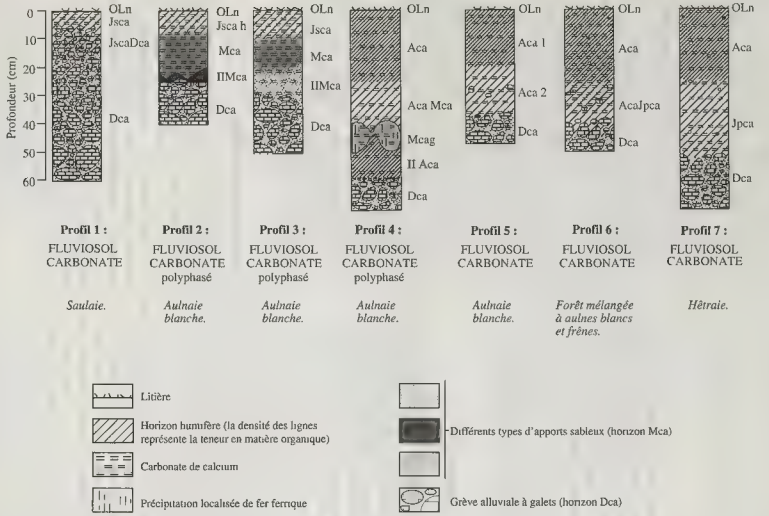


FIG. 3.– Profils types associés à chaque secteur pédologique.

Soils profiles of the pedological sectors

7 ont été épargnés. S'ils étaient en place avant ces événements, les gabions ont pu joué un rôle protecteur.

A l'heure actuelle, la colonisation par la végétation est maximale pour la période considérée (I_c = 96 %) ; l'expansion spatiale des formations à bois durs signalée dans la majorité des sites alluviaux suisses (GALLANDAT *et al*, 1993) est aussi valable dans le cas présent. Cette évolution récente pourrait être la conséquence de l'enfoncement du lit (voir paragraphe 1) ou être attribuée à une période dépourvue de crue. Or, le profil en long au niveau de la zone étudiée est relativement stable depuis l'installation des premiers endiguements en 1917, comme l'illustre la figure 5. En outre, si des crues de forte intensité ont eu lieu depuis 1955, il semble que leur impact ait été plus restreint : ainsi, les crues de septembre 1968 (débit de pointe : 355 m³/s) et de juin 1974 (débit de pointe : 400 m³/s) ne semblent pas avoir eu un effet aussi marqué que celles de 1944 et 1950 sur la zone étudiée. En 1974, les aménagements hydroélectriques, en fonctionnement depuis peu, ont certainement eu un effet d'amortissement partiel de la crue.

Cette approche historique montre que les différents peuplements végétaux décrits lors de l'approche synchronique peuvent être considérés comme des stades dynamiques de la végétation. Les secteurs 1 à 5, décapés en 1955, sont aujourd'hui occupés par des peuplements de bois tendres dominés par *Salix elaeagnos* et/ou *Alnus incana* âgés de 13 à 38 ans, auxquels on peut attribuer un statut de pionniers (cf. espèces photophiles incapables de germer sous elles-mêmes). Les secteurs 6 et 7, épargnés en 1955, sont ceux où la présence des bois durs est la plus forte. Le premier est aujourd'hui occupé par un peuplement mixte à *Alnus incana* et *Fraxinus excelsior* d'une quarantaine d'années et le second par une hêtraie de 148 ans (ce secteur est déjà indiqué comme recouvert de végétation sur la carte de 1840). Si la hêtraie constitue le stade ultime de la forêt alluviale, un statut post-pionnier peut-être attribué au peuplement mixte du secteur 6.

CRITÈRES D'ÉVOLUTION DES SOLS

Nous nous proposons de dégager, dans un premier temps, des critères qualitatifs et quantitatifs d'évolution des FLUVIOSOLS et d'estimer le temps de progression de la pédogenèse par le calcul du temps de décarbonatation. Dans un second temps, nous confronterons l'évolution des sols à celle de la végétation.

L'approfondissement du sol, sa transformation texturale et la décarbonatation, généralement admis comme de bons critères d'évolution pédogénétique, doivent être utilisés avec prudence en zone alluviale. En effet, si la texture peut devenir plus fine sous l'action de processus pédogénétiques de microfragmentation, elle peut aussi résulter d'une sédimentation spatialement hétérogène. Les matériaux ainsi déposés, variables d'un point de vue qualitatif et quantitatif, peuvent résulter d'un processus d'héritage (cf. profil n° 4 et 5, dans notre cas) et/ou d'une pédogenèse *in situ*.

TABLEAU II.– Stocks de carbone organique, d'azote et de quelques éléments échangeables de l'humus.

Stocks of organic carbon, nitrogen and exchangeable bases in humus.

Végétation	Profil n°	Stock (t/ha) Corg.	Ntot.	K	Ca	Mg	Na
Saulaie	1	7	0 6	0.05	1.00	0.03	0.31
Aulnaie blanche	2	37	2 2	0 11	4.44	0 10	0.25
Aulnaie blanche	3	17	1 5	0.07	2.96	0.05	0.40
Aulnaie blanche	4	52	5 5	0.15	9.75	0.17	0.73
Aulnaie blanche	5	49	3 4	0 19	6.99	0 09	0.83
Aulnes et Frênes	6	66	5 5	0 20	7.45	0.15	1.99
Hêtraie	7	80	7 0	0.22	9.69	0.19	1.72

TABLEAU III – Date de mise en place de la végétation, âge du peuplement actuel et temps de décarbonatation de l'humus (les concentrations en Ca^{++} sont celles de la solution du sol utilisées pour le calcul de $T_{déc}$).

Settlement of the vegetation, age of existing vegetation and time of decarbonatation of humus

VÉGÉTATION			SOL		
Type	Age du peuplement (dendrométrie)	Age d'installation (photos)	Profil n°	[Ca++] (de la solution du sol)	$T_{déc.}$
Saulaie	13 ans	0 à 13 ans	1	0 09 g l^{-1}	8 ans
Aulnaie blanche	27 ans	24 à 38 ans	2	0.09 g l^{-1}	14 ans
Aulnaie blanche	29 ans	24 à 38 ans	3	0 09 g l^{-1}	28 ans
Aulnaie blanche	pas déterminé	24 à 38 ans	4	0 09 g l^{-1}	138 ans
Aulnaie blanche	pas déterminé	24 à 38 ans	5	0.09 g l^{-1}	292 ans
Aulnes et Frênes	38 ans	> 60 ans	6	0.07 g l^{-1}	189 ans
Hêtraie	148 ans	>113 ans	7	0.08 g l^{-1}	361 ans

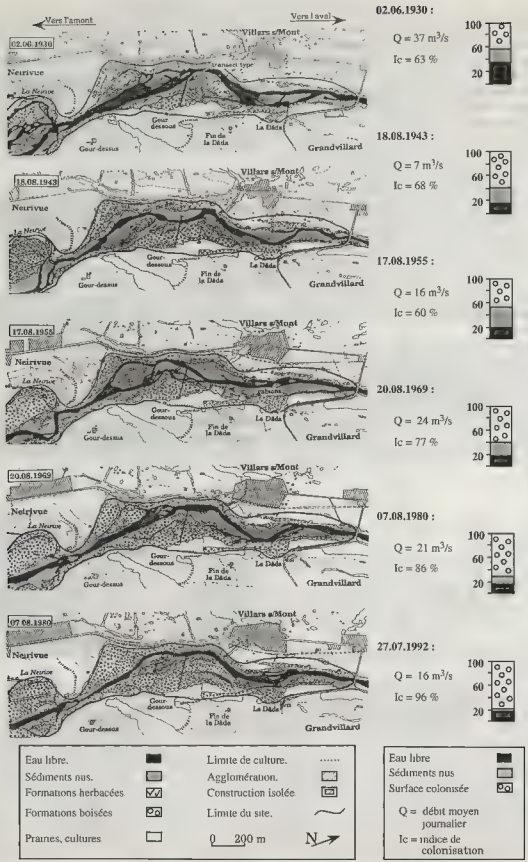


FIG. 4.– Evolution historique du site (1930-1992). *Historical evolution of the site (1930-1992).*

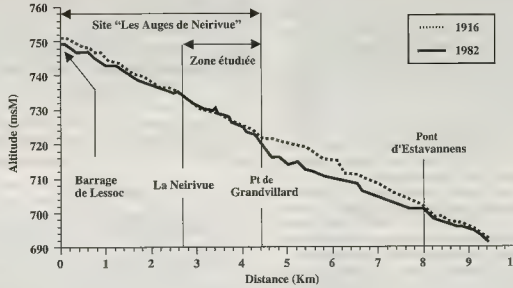


FIG. 5 – Profil en long du cours (1916 et 1982)

Longitudinal profile of the river channel (1916 and 1982).

L'augmentation des stocks de carbone organique, d'azote total et d'éléments échangeables (Ca^{++}, Mg^{++}, K^{+}, Na^{+}) dans l'humus (sens large) va de pair avec le degré de différenciation des FLUVIOSOLS (TAB. II) ; par contre, la qualité de la matière organique reste quasiment inchangée (FIERZ, communication personnelle). De même, le temps de décarbonatation augmente avec le degré de différenciation morphologique du sol (TAB. III). La toposéquence (transect de la FIG. 2) est donc aussi une chronoséquence. La topo-chronoséquence ainsi établie sur des critères pédologiques est-elle en accord avec la dynamique de la végétation ?

La différenciation morphologique des sols, les stocks et le temps de décarbonatation augmentent avec la complexification de la végétation (TAB. II et III). Ces résultats confirment l'importance de l'humus comme descripteur dans la typologie forestière en milieu alluvial (PAUTOU, 1984a) et comme témoin du développement des sols au cours de la dynamique de la végétation (LEPART & ESCARRE, 1983).

En outre, on note une différence significative (test t de Student, intervalle de confiance de 95%, échantillon de 15 humus) entre les stocks des saulaies et des aulnaies et ceux des hêtraies. L'absence de différence significative entre les stocks des saulaies et des aulnaies est à rapprocher du fait que ces deux groupements ont un statut de pionniers. De plus, si l'on confronte la date de mise en place de la végétation, l'âge du peuplement actuel et le temps de décarbonatation du sol, on peut dégager deux cas de figure (TAB. III) :

- les résultats obtenus concordent les uns avec les autres, c'est le cas des profils 1, 2 et 3 ;

- le temps de décarbonatation du sol excède celui de la végétation actuelle, c'est le cas des profils 4, 5, 6 et 7. Deux hypothèses sont possibles dans ce cas :

A/ le sol s'est développé *in situ*, le stade boisé étant probablement très ancien avec plusieurs cycles sylvigénétiques possibles ;

B/ le sol s'est formé à partir d'apports partiellement décarbonatés, c'est-à-dire de matériaux déjà évolués au départ ; cet héritage est encore visible dans les profils 4 et 5.

Bien que la première hypothèse semble la plus vraisemblable pour le profil n° 7 sous hêtraie, la seconde ne peut être écartée et les deux hypothèses ne s'excluent pas l'une l'autre

Les critères d'évolution du sol proposés confirment donc la dynamique de la végétation et permettent de préciser le statut des différents stades.

CONCLUSIONS

L'étude pédologique a permis de dégager des critères qualitatifs et quantitatifs d'évolution de FLUVIOSOLS jeunes et carbonatés. Ainsi, l'augmentation des stocks de carbone organique, d'azote total et d'éléments échangeables au niveau de l'humus s'accompagne d'une diffé-

renciation morphologique du sol et résulte d'un temps d'évolution pédogénétique croissant. Cette évolution pédologique confrontée à celle de la végétation permet d'établir un modèle d'évolution pour les zones alluviales du cours supérieur dans un contexte d'alluvions carbonatées.

Les stades pionniers sont de deux types : les saulaies à *Salix eleagnos* et *Salix daphnoides* et les aulnaies blanches à *Alnus incana*. Les saulaies à espèces calcicoles et héliophiles colonisent directement la grève alluviale calcaire puis provoquent un exhaussement graduel par piégeage d'alluvions sableuses, phénomène décrit par PAUTOU (1984b) dans les îles du Haut-Rhône. Ce type de groupements, analogue à celui évoqué par AMOROS *et al.* (1986) dans l'Ain, est considéré comme stable mais tributaire d'une morphogenèse active (renouvellement du substrat par les crues) ; sa durée de vie est donc limitée. Les aulnaies blanches peuvent aussi coloniser directement un substrat neuf, sableux, mais leur maintien semble nécessiter la soustraction à la dynamique fluviale (par exhaussement ou protection par une digue naturelle, type levée). Dans les deux cas, les sols présentent les critères morphologiques et physico-chimiques d'évolution pédologique les moins marqués et les temps d'évolution les plus faibles.

Le stade post-pionnier est représenté par une forêt mixte à *Alnus incana* et *Fraxinus excelsior*. L'individualisation de ce stade intermédiaire nécessite la combinaison d'un ensemble de facteurs écologiques dont la stabilisation du substrat. La faible importance spatiale de ce stade peut résulter de l'absence de conditions écologiques propices à son développement entraînant un passage direct de la phase pionnière à la phase de maturité (CARBIENER, 1988).

Le stade ultime à bois durs (hêtraie) occupe les secteurs les plus éloignés et les plus exhaussés par rapport au cours. Ces peuplements sont les plus anciens (au moins une centaine d'années) et le sol a subi une décarbonatation pluriséculaire. Ces données temporelles traduisent la rapidité de l'installation des bois durs sur des sols peu différenciés. Ce pas de temps est semblable à celui proposé par CARBIENER *et al.* (1988) dans les forêts de chênes rhénanes.

Si, dans le cas étudié, l'évolution pédologique est récente et donc discrète même au niveau des substrats les mieux stabilisés (l'altération demeure au stade de la décarbonatation et la brunification n'est qu'amorcée), elle est tout de même perceptible et va de pair avec des modifications importantes du couvert végétal. Les critères pédologiques ont permis d'appréhender le facteur temps, facteur indispensable pour parvenir à différencier la notion de succession de celle de zonation végétale. L'utilisation d'approches complémentaires met clairement en évidence les temps de réaction différents du sol et de la végétation face aux modifications naturelles du milieu induites par la dynamique alluviale. La notion de temps d'évolution est aussi un facteur essentiel pour appréhender les effets de modifications anthropiques, les endiguements par exemple, sur les transformations de la zone alluviale. A quelle échelle de temps les modifications sont elles traduites par le sol et la végétaion ? Ces modifications sont-elles réversibles ? Le sol, du fait de son inertie, peut apporter des compléments d'information sur la notion de réversibilité des changements de l'écosystème.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier sincèrement le Fond National Suisse de la Recherche Scientifique qui a financé cette étude et Mr Gétaz pour les informations précieuses qu'il nous a fournies.

BIBLIOGRAPHIE

A.F.E.S., 1992.– *Référentiel pédologique. principaux sols d Europe*. Edition INRA, collection techniques et pratiques : 222 p.

AMOROS, C., BRAVARD J.P., PAUTOU G., REYGROBELLET, J.L. & ROUX, A.L., 1986.– Synthèse, prévisions et gestion écologique. *Doc. de carto écologique*, XXIX : 147-166

BILZI, A.-F. & CIOLKOSZ, E.-Z., 1977 – Time as a factor in the genesis of four soils developed in recent alluvium in Pennsylvania. *Soil Sci Soc Am. J.*, 41 : 122-127

BORNAND, M., 1978 – *Altération des minéraux fluvio-glaciaires, genèse et formation des sols sur terrasses quaternaires dans la moyenne vallée du Rhône*. Thèse de Doctorat, Etat, Université de Montpellier : 379 p

BRAVARD, J. P., AMOROS, C. & PAUTOU, G., 1986.– Impact of civil engineering works on the successions of communities in a fluvial system : a methodological and predictive approach applied to a section of the Upper Rhône River, France. *Oikos*, 47 : 92-111

BUREAU, F., GUENAT, C., THOMAS, C. & VEDY J.-C., (à paraître).– Human impacts on alluvial floodplain stretches : effects on soils and soil-vegetation relations. *Acte du colloque « Auenkonzepte und Fließgewasserrenaturierung in Europa »*, Bad Blankenburg, Allemagne, 23-25 mars 1994

CARBIENER, R., 1983.– Le grand Ried central d'Alsace : écologie et évolution d'une zone humide d'origine fluviale rhénane *Bull d'écol*, 14 : 249-277

CARBIENER, R., SCHNITZLER, A. & WALTER, J. M., 1988 – Problèmes de dynamique forestière et de définition des stations en milieu alluvial. *In : Coll. Phyt XIV « Phytosociologie et foresterie »*. Nancy 1985. J. Cramer, Stuttgart : 655-685

CONSEIL DE L'EUROPE, COMITE DES MINISTRES, 1982 – *Recommandation n° R(82) 12 du comité des ministres aux états membres relative aux forêts alluviales en Europe* (adopté par le comité des Ministres le 3 juin 1982, lors de la 348e reunion des délégués des Ministres) : 2 p.

CONSEIL FEDERAL SUISSE, 1992.– *Ordonnance sur la protection des zones alluviales d'importance nationale (Ordonnance sur les zones alluviales) du 28.10.1992*. Recueil officiel des lois fédérales, Bern : 13 p.

FALLOT, J.-M., 1991.– *Etude de la ventilation d'une grande vallée préalpine suisse : la vallée de la Sarine en Gruyère*. Thèse de Doctorat ès Sciences naturelles, Université de Fribourg (Suisse), Institut de Géographie : 57-70

GALLANDAT, J.-D., GOBAT, J.-M. & ROULIER, C., 1993. *Cartographie des zones alluviales d importance nationale*. Cahier de l'environnement n° 199, Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage, Berne : 112 p. + annexes

GERRARD, J., 1987.– Alluvial soils. Van Nostrand Reinhold Company New-York : 305 p

GETAZ, H.,1977.– *In . 1877-1977 · Protection contre les crues en Suisse - 100 ans de loi fédérale sur la police des eaux*. Publication du

Service Fédéral des routes et des digues, Bern : 93-97.
GETAZ, H.,1986. (non publié) – *Endigument de la Sarine en Haute Gruyère, projet complémentaire 1985. Analyse de l'évolution du lit et proposition de participation des Entreprises Electriques Fribourgeoises*. Departement des ponts et chausséés, Service des eaux et endiguements : 1-15
GIREL, J. & DOCHE, B., 1983 – Influence des activités humaines sur la genèse, l'évolution, et la disparition de groupements végétaux alluviaux. *Rev. geogr. alp.*, 71 : 343-351
GURY, M , 1990 – *Genèse et fonctionnement actuel des pseudogleys podzoliques sur terrasses alluviales dans l'est de la France*. Thèse de doctorat ès Sciences, Université de Nancy I : 331 p
HELLER, H , 1969.– Lebensbedingungen und Abfolge der Flussaeuvegetation im der Schweiz. *Mém. Inst Suisse Rech Forest* , 45 . 124 p
HUBER, K., 1993 – *Degré d'évolution des sols alluviaux (approche morphologique, physico-chimique et mineralogique), exemple de la Sarine* Rapport de recherche, 3ème Cycle en Sci. de l'environnement, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Département du Génie Rural 55 p + annexes
JATON, J.-F., 1982.– *Hydrologie de surface, deuxième partie : étages et débits de basses eaux* Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, Institut de Génie rural, rapport n°165 · 30 p
JORDAN, J P 1992 – *Identification et modelisation des processus de génération des crues Application au bassin versant de la Haute-Mentue*. Thèse de doctorat ès Sciences Techniques, E P F L., Lausanne · 318 p
KELLER, C 1989 – Comparaison de deux méthodes d'extraction de la solution du sol : application à l'étude des flux de métaux lourds dans un alocrisol et un podzol *Bull. Société Suisse de Pédologie*, 13 75-80
KUHN, N & AMIET, R., 1988 – *Inventaire des zones alluviales d'importance nationale* Département Fédéral de l'Intérieur, Berne 41 p
LEPART, J , ESCARRE, J , 1983 – La succession végétale, mécanismes et modèles · analyse bibliographique *Bull. Ecol* , 14 . 133-178
MARION, G.-M , CLEVE, K van, DYRNESS, C.-T. & BLACK, C.-H., 1993 – The soil chemical environment along a forest primary successional sequence on the Tanana River floodplain, interior Alaska *Canadian Journal of Forest Research*, 23 : 914-922.
MEHRA, O P., & JACKSON, M L., 1960.– Iron oxide removal from soils and clays by a dithionite citrate sytem buffered with sodium bicarbonate *Clays and clays mineral*, 7 : 317-327
MEDIEMA, R , 1992.– Processus de formation des sols tardiglaciaires et holocènes sur les terrasses alluviales du Rhin aux Pays Bas. *Science du sol*, 30 : 149 168.
NANSON, G. C. & BEACH, H F., 1977.– Forest succession and sedimentation on a meandering river floodplain, northeast British Columbia, Canada. *Journal of Biogeography*, 4 : 229-251.
PAUTOU, G., 1983.– Répercussions des aménagements hydroelectriques sur la dynamique de la végétation. Exemple du Haut-Rhône français. *Rev. geogr. alp.*, 71 : 331-342
PAUTOU, G., 1984a.– L'organisation des forêts alluviales dans l'axe rhodanien entre Genève et Lyon ; comparaison avec d'autres systèmes fluviaux *Doc. de carto. écologique*, XXVII : 43-64.
PAUTOU, G , 1984b.– La dynamique de la végétation dans la vallée du Rhône entre Genève et Lyon. *In : Coll. Phyt IX « La végétation des forêts alluviales »*, Strasbourg 1980 J Cramer, Vaduz : 81 91.
PAUTOU, G., 1988.– Perturbations anthropiques et changements de végétation dans les systèmes fluviaux. *Doc. de carto. écologique*, XXXI : 73 96
PAUTOU, G., & WUILLOT, J., 1989.– La diversité spatiale des forêts alluviales dans les îles du Haut-Rhône Français. *Bull Ecol.*, 20 : 211-230
REYNOLDS B , 1984 – A simple method for the extraction of soil solution by high speed centrifugation *Plant and Soil*, 78 : 437-440
SCHNITZLER, A , 1988 – *Typologie phytosociologique, écologie et dynamique des forêts alluviales du complexe géomorphologique ellorhenan (plaine rhénane centrale d'Alsace)*. Thèse de doctorat ès sciences nature.les, Université de Strasbourg, 714 p
TAMM, O , 1922 – Eine Methode zur Bestimmung der anorganischen Komponenten der Gelkomplexes in Boden. *Medd for Statens Skogsforsökans Falt*, 12 : 385-404
TERCIER, J. & PUGIN, L., 1967.– Excursion n°11, Fribourg-Bulle-Jaunpass-Boltigen. *In :* LOMBARD, A. (rédacteur), *Guide géologique de la Suisse*, publié par la Société Géologique Suisse. WEPF & CO Basel Fasc 3, 158-173
YON, D. & TENDRON, G., 1981.– *Les forêts alluviales en Europe : élément du patrimoine naturel international*. Conseil de l'Europe, Comité Européen pour la sauvegarde de la nature et des ressources naturelles, collection sauvegarde de la nature n° 22, Strasbourg 76 p

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The dawning of consciousness of the importance of alluvial zones (riparian ecosystems) has reached many countries of Europe (YON & TENDRON, 1981). In Switzerland, 165 sites of national importance have been chosen and put under legal protection (KUHN & AMIET, 1988 ; GALLANDAT *et al.*, 1993) Although there are many ecological studies dealing with riparian ecosystems - for example, floodplain forest successional primary or secondary sequence (CARBIENER, 1983 ; BRAVARD *et al.*, 1986 ; PAUTOU, 1984 a et b) -, data on soil process formation and evolution are few (HELLER, 1969 ; NANSON & BEACH, 1977 ; MARION *et al* , 1993) ; soil studies are often limited to pedogenesis on ancient alluvial terraces (BILZI et CIOLKOSZ, 1977 : BORNAND, 1978 ; GERRARD, 1987 ; GURY, 1990 ; MIEDEMA, 1992). So this research has two aims . 1) to understand the alluvial regime by studying the relations between soil and vegetation in the upper course of a river that carries calcareous alluvium, 2) to determine to what extent a study of the soil can provide the information needed for modelling the evolution of alluvial zones.

The study area is a flood plain of national importance, about 750 m above the sea level near Fribourg (Switzerland). It is a part of the flood plain of the Sarine, a tributary of the Aar. The alluvial deposits consist of calcareous limestone gravel and calcareous sand. The flow is low (annual average · 23.7 $m^3 s^{-1}$), floods are short-lived but strongly erosive. This stretch shows a large diversity of plant communities (GALLANDAT *et al.*, 1993) : typical alluvial forests (Willow, Alder and Alder Ash communities) and forests which are no longer typical of alluvium (Beech communities)

The use of synchronic approach (study of present distribution of soil and vegetation) and diachronic (historical) approach proves that these communities are dynamic stages of soil and vegetation (pioneer, post pioneer and alluvial forest). It is not only a spatial sequence. Alluvial soils, with coarse texture, contain carbonate and are named « Fluviosols carbonatés » in the French system of Reference (A.FE.S., 1992). From the first stage of vegetation to the last one, the morphological evolution of the soil is discreet (deepening, appearance of a finer texture, differentiation of the structure). The evolution is more obvious in the humus : raise of stock elements like C, N and of exchangeable elements. This process requires an increasing time of decalcification and can be regarded as a pedogenic evolution (8 years for soil under willow forests, 350 years under Beech forests). This time of evolution is very short, in a pedological scale.

The following succession is proposed : there is two types of pioneer stages, Willow communities and Alder communities. The first one colonises directly rough alluvial deposit and causes selective retention of sand The stocks of elements in humus are the lowest (C_{org} 7 t ha^{-1} and N_{tot} 0,6 t ha^{-1}). The average life of Willow communities is 13 years

and the time of decalcification of the soil under these forests is 8 years The soils under Alder communities are quite similar to those under the Willow communities but these forests would have required a protection from the floods to develop. The post pioneer stage (Alder and Ash communities) is uncommon and requires special pedological conditions (finer texture and protection from the floods). The last stage is a Beech forest, at present 150 years old, developed on a deep soil which has undergone decalcification for more than 300 years. The process of brunification is hardly perceptible The stocks of elements in humus are the highest (C_{org} 80 t ha^{-1} and N_{org} 7 t.ha^{-1}). The communities are protected from the floods In a context of carbonate alluvium deposits, the evolution of soil and vegetation is perceptible even in a short period of time. The composition of vegetation changes quickly (about one decade for one community). The soil has higher inertia than the vegetation but modification are marked in the humus Pedogenetic study is very useful to calculate the length of evolution of the alluvial flood plain

This study works out a reference system for the natural part of the alluvial flood plain. This represents a necessary preamble to the study of the human impacts (such as embankment) on the riparian ecosystem (BUREAU *et al.*, à paraître).

Ecologie, t. 25 (4) 1994 : 231-244

L'ENCLAVE COMME COMPOSANTE DES STRUCTURES PAYSAGÈRES*

Georges LEMÉE

Laboratoire d'Écologie végétale, Université de Paris-Sud, 91405 Orsay cedex

SUMMARY
(original scientific paper)

THE ENCLAVE AS A COMPONENT OF LANDSCAPE STRUCTURES

An enclave is a small area totally surrounded by units of vegetation that differ both floristically and ecologically. Enclave differs also of the enclavant unit by its functional characteristics and thus can be considered as a distinct fragmentary ecosystem. Interactive links exist between enclaves and their environment ; thus links can be orientated according to dissymetric ecological factors, such as shade or precipitations interception.

Five examples of enclaves are described in this paper : rocks isolated on heath area or under a beechwood ; peat mounds of Sphagnum *in subalpine shortgrass meadow ; pines on xerophilous meadow ; bushes of* Ilex aquifolium *under a natural oak beech forest ; spots of* Calamagrostis epigeios *in the gaps of forest.*

Enclaves are evolving according to modification, extension or regression and disappearance processes, and their action on evolution of host-ecosystem is discussed.

KEY WORDS : Enclave - Landscape - Ecosystem - Interactions.

RÉSUMÉ
(travail original)

Les enclaves sont définies comme de petites surfaces entièrement entourées par une unité floristiquement et écologiquement différente ; elles s'en distinguent également par leurs caractères fonctionnels qui en font des fragments d'écosystèmes autonomes. Il existe cependant des liens interactifs, orientés lorsqu'un facteur écologique déterminant est dissymétrique, tel l'ombre portée ou l'obstacle aux précipitations.

Cinq exemples d'enclaves sont décrits : rochers isolés affleurant sur une lande ou sous une hêtraie ; monticules tourbeux à Sphagnum *sur pelouses subalpines ; pins isolés sur pelouse xérophile ; fourrés d'*Ilex aquifolium *sous hêtraie chênaie naturelle ; taches de* Calamagrostis epigeios *dans des clairières forestières.*

Ces enclaves évoluent selon des processus de modification, d'élargissement ou de régression et disparition ; et leur action sur l'écosystème-hôte est discutée.

MOTS CLÉS : Enclave - Paysage - Écosystème - Interactions.

INTRODUCTION

Les notions d'échelle d'analyse et de hiérarchie des niveaux d'organisation, liées à l'hétérogénéité structurale des systèmes écologiques, ont depuis une dizaine d'années fait l'objet de nombreuses approches, devenues nécessaires, notamment avec le développement des études de l'écologie des « paysages ». Citons entre autres les publications de WHITTAKER & LEVIN (1977), ALLEN & SPARR (1982), FORMAN & GODRON (1986), O'NEIL *et al.* (1986), LEFEUVRE & BARNAUD (1988), BLANDIN & LAMOTTE (1989), TURNER & GARDNER (1991), AUGER *et al.* (1992), MUXART *et al.* (1992)...

L'hétérogénéité spatiale des paysages consiste le plus souvent en une disposition en mosaïque engendrée par des causes diverses : forêts non exploitées caractérisées par des alternances de stades cycliques d'âge différent à partir d'ouvertures naturelles, ou soumises à l'exploitation parcellaire, agrosystèmes qui sont un ensemble en damier de cultures, prairies fauchées ou pâturées, landes qui peuvent être constituées de mosaïques d'origine diverse, relief, pâturage, incendies. Dans le cas des paysages bocagers,

* Manuscrit reçu le 22 juillet 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 9 décembre 1994.

l'hétérogénéité est compliquée de réseaux de haies de dimensions et de formes variables autour de surfaces diversement exploitées (Burel, 1992). Elle peut consister en zonations selon des gradients d'altitude, ou de salinité et d'immersion des littoraux, ou d'humidité et de profondeur des eaux autour des masses d'eaux continentales.

Toutefois, il existe un autre type d'hétérogénéité lorsque de petites surfaces de l'ordre de un à quelques dizaines de m² présentent des traits structuraux et écologiques qui les distinguent de celles qui les entourent.

Peut-être à cause de leurs faibles dimensions, elles sont souvent négligées ou englobées dans une seule unité de végétation ou un seul système écologique.

La désignation qui nous a paru la meilleure pour ces unités est celle d'enclaves, terme qui a d'ailleurs été employé dans un sens semblable en Océanographie biologique par Pérès & Picard dès 1958, puis repris récemment par Blandin & Luce (1994) pour les systèmes écologiques terrestres. La description de quelques exemples montrera la diversité de leurs caractères, de leurs rapports avec les unités enveloppantes et de leur évolution.

ÉTUDE DE QUELQUES TYPES D'ENCLAVES

ROCHERS ISOLÉS SUR LANDE ET SOUS HETRAIE

D'importantes surfaces de la forêt de Fontainebleau et du massif des Trois-Pignons sont des pentes de sable, boisées ou non, souvent parsemées de rochers de grès affleurants qui portent des enclaves de composition floristique et de dynamique différentes. Ainsi, sur des versants d'exposition nord, une hêtraie a pu s'établir et recouvrir ces mêmes rochers isolés, comme on peut le voir dans la réserve biologique des Hauteurs de la Solle.

Caractères floristiques des complexes rochers-lande et rochers-hêtraie

La composition floristique de la lande et de la hêtraie d'une part, de la surface des rochers enclavés d'autre part a fait l'objet de descriptions phytosociologiques synthétisées dans les tableaux I et II, ainsi que de reconstitution de leur végétation passée (Lemée, 1981, 1982).

La lande appartient à l'*Erico cinereae-Callunetum* Géhu 1986. Trois espèces y dominent, *Calluna vulgaris*, *Pteridium aquilinum* et *Molinia coerulea*, généralement associées par deux, les Bryophytes formant une strate très ouverte. La surface des rochers couverte d'un sol mince s'en distingue par la prédominance du seul *Calluna*, dont l'enracinement est superficiel contrairement à celui des deux autres espèces, et par le recouvrement quasi total par les Bryophytes où apparaissent quelques *Cladonia* (Tab. I)

La composition floristique de la hêtraie, groupement très acidiphile que nous avons attribué au *Fago-Quercetum leucobryetosum*, est figurée au Tableau II ainsi que celle des rochers affleurants qui est très différente, avec une strate cryptogamique couvrant 3 à 9 dixièmes de la surface et comprenant de nombreuses espèces propres. Nous avons désigné leur peuplement comme association à *Polypodium vulgare* et *Madotheca platyphylla* Lemée (1982)

A la végétation sur sol mince de ces enclaves rocheuses il faut ajouter sur leurs bords subverticaux, où la matière organique ne peut s'accumuler, des groupements lichéniques saxicoles variés selon les conditions stationnelles (Boissière, 1990), qui constituent des états permanents.

Conditions écologiques comparées

La végétation de la lande, comme celle de la hêtraie qui lui a succédé, repose sur un podzol de dégradation à alios humique. Celle des rochers est établie sur une couverture essentiellement organique dont l'épaisseur varie de quelques cm à plus de 20 cm et constitue un ranker selon la définition de Kubiena (1953). Dans le cas des rochers découverts, il est édifié par les débris de callune et de mousses, très pauvres en bioéléments qui se décomposent lentement en un mor fibreux de rapport C/N supérieur à 20 comme dans la lande ; l'ensemble est mêlé de sable d'origine éolienne dont la granulométrie est celle du sable de Fontainebleau avec un maximum marqué de 0,1-0,2 mm. Dans le cas des rochers sous hêtraie, ce sont les Bryophytes et Lichens mêlés de litière de hêtre qui édifient le ranker ; en outre, la fraction minérale, également d'origine éolienne, mais dont les apports, d'origine extérieure, sont tamisés, est représentée surtout par de l'argile et du sable très fin (moins de 0,05 mm), jusqu'à près de 50 % de la fraction minérale. Aussi cet humus évolue-t-il vers une structure construite qui se traduit à la dessiccation par de petits agrégats durs décelant une certaine activité biologique, à la différence de l'horizon holorganique de la hêtraie enveloppante.

Un autre caractère opposant les deux groupes d'enclaves rocheuses est le microclimat, le rayonnement incident étant le facteur décisif : maximum sur rochers découverts, il est réduit à 4-5 % sous la hêtraie, avec ses conséquences thermiques et hydriques.

Les rochers exercent en contrepartie une action à l'interface avec le groupement qui les entoure. L'eau ruisselant à leur surface en augmente l'apport sur leurs bords. Dans la lande, où la sécheresse est périodiquement un facteur limitant, c'est au pied de leur bordure nord, ombragée, que peuvent s'établir de jeunes ligneux tels que genévrier, buis, hêtre. En situation ombragée, le facteur hydrique est peu important, mais intervient l'accumulation par le vent de litière de hêtre au pied des rochers où elle crée un horizon holorganique épais.

Dynamique de la végétation sur rochers

Dans la réserve des Hauteurs de la Solle, avant l'extension du hêtre et du pin voici deux siècles, les

Tableau I.– Composition floristique comparée de la lande (L) et des rochers émergeants (R).

Compared floristic composition of the heath (L) and emergent rocks (R)

	L	R		L	R
Nombre de relevés	10	10	**Strate muscinale et lichénique**		
Strate arbustive			recouvrement, 1/10es	+–8	7-10
recouvrement, 1/10es	+–1	0	*Pleurozium schreberi*	V	V
Juniperus communis	V		*Stereodon cupressiforme*		
Pinus silvestris	II		var *ericetorum*	III	V
Fagus silvatica	I		*Dicranum scoparium*	IV	III
Quercus petraea	I		*Pseudoscleropodium purum*	III	I
Ilex aquifolium	I		*Hylocomium splendens*	III	I
Frangula alnus	I		*Polytrichum juniperinum*	II	I
Strate herbacée-suffrutesc.			*Leucobryum glaucum*	I	
recouvrement, 1/10es	9-10	2 10	*Dicranum spurium*	I	
Calluna vulgaris	V	V	*Cladonia portentosa*	I	I
Pteridium aquilinum	V	III	*Cladonia squamosa*		I
Molinia coerulea	V	I	*Cladonia comochraea*		I
Deschampsia flexuosa	III		*Cladonia macilenta*		I
Fagus silvatica (g)	III	I	*Cladonia fimbriata*		I
Quercus petrae (g)	III	I	*Cladonia chlorophaea*		I
Betula pubescens (j)	II				
Betula verrucosa (J)	I		nombre d'espèces par relevé	9-14	3-8
Frangula alnus (j)	I		nombre d'espèces total	23	18
Sorbus latifolia (j)	I		nombre d'espèces communes	41 %	
Rubus fruticosus agg.	I		(g) germinations		
Pinus silvestris (g)	I		(J) jeunes individus		

Tableau II.– Composition floristique comparée de la hêtraie (H) et des rochers ombragés (Ro).

Compared floristic composition of the beechwood (H) and shaded rocks (Ro)

	H	Ro		H	Ro
Nombre de relevés	9	10	**Strate herbacée (suite)**		
Strate arborescente			*Polypodium vulgare*		V
recouvrement, 1/10es	9-10		*Dryopteris filix-mas*		I
Fagus silvatica	V		*Dryopteris carthusiana*		I
Strate arbustive			*Epilobium angustifolium*		I
recouvrement, 1/10es	1-8	0-2	**Strate muscinale et lichénique**		
Ilex aquifolium	V	II	recouvrement, 1/10es	+–3	4-9
Fagus silvatica	IV	II	*Polytrichumformosum*	V	V
Frangula alnus	I	I	*Leucobryum glaucum*	V	III
Quercus petraea	I		*Dicranum scoparium*	II	V
Mespilus germanica	I		*Dicranella heteromalla*	I	I
Sorbus torminalis	I		*Rhytidiadelphus triquetrus*	I	
Betula verrucosa	I		*Pleurozium schreberi*		III
Strate herbacée			*Madotheca platyphylla*		III
recouvrement, 1/10es	+–4	1-6	*Rhytidiadelphus loreus*		II
Pteridium aquilinum	V	I	*Cladonia portentosa*		II
Molinia coerulea	V	I	*Stereodon cupressiforme*		II
Deschampsia flexuosa	IV	II	*Eurhynchium praelongum*		I
Ilex aquifolium (g)	IV	II	*Isothecium myosuroides*		I
Hedera helix	III	I	*Cephalozia bicuspidata*		I
Quercus petraea (g)	III	I	*Cladonia comochraea*		I
Fagus silvatica (g)	III		*Cladonia macilenta*		I
Rubus fruticosus agg.	I	I	*Cladonia squamosa*		I
Lonicera periclymenum	I		*Cladonia furcata*		I
Vaccinium myrtillus	I		*Hylocomium splendens*		I
Carex pilulifera	I				
Holcus mollis	I		nombre d'espèces par relevé	10-14	9-14
Teucrium scorodonia	I		nombre d'espèces total	22	31
(g) germinations			nombre d'espèces communes	32 %	

FIG. 1.– Diagramme palynologique du dépôt organique sur un rocher dans la hêtraie (réserve des Hauteurs de la Solle).

En raison de leur abondance, les spores ont été figurées en % du pollen total. Dans la colonne à gauche, les lignes verticales sont la litière, les pointillés représentant les niveaux riches en particules charbonneuses. 1 à 3 = niveaux de lande à bouleaux ; 4 = hêtraie ; 5-7 = niveaux sous hêtraie (l'abondance du pollen de pin provient de sa production beaucoup plus grande que celle du Hêtre, le rocher se trouvant par ailleurs proche de la lisière forestière)

Palynologic diagram of organic deposit on a rock under beechwood. In the column on the left, litter is figured by vertical straights, levels with numerous burnt particles by dotted lines. 1-3 = Betula *heath ; 4 = heath-beechwood limit ; 5-7 = under beechwood*

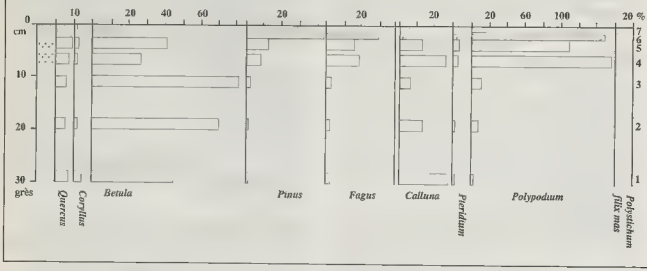


TABLEAU III.– Composition floristique comparée du *Vaccinio-Callunetum* Buk 42 sous-assoc. *trichophoretosum* Oberd. 72 du gazon de Faings (Hautes-Vosges).

Floristic composition of the Vaccinium-Callunetum *Buk. 42 subassoc.* trichophoretosum *Oberd. 72 on the « Gazon de Faings » (High-Vogesen).*

N° des relevés (100m²)	1	2	3	4	5	6	Prés
Caract. et différent. d'association :							
Genista pilosa	1	1	2	+	+	2	6
Leontodon helveticus	+	+	+	1		+	5
Vaccinium vitis-idaea	3	2	2				3
Vaccinium uliginosum			1			+	2
Cetraria islandica					1	1	2
Différentielles de la sous-association :							
Trichophorum germanicum	+	1	1	1	1	+	6
Molinia coerulea		1	1	2	1	+	5
Pyleocomium splendens	4	4	+		1		4
Juncus squarrosus						+	1
Empetrum nigrum						+	1
Caract. du *Vaccinio-Genistetalia* :							
Calluna vulgaris	3	4	4	4	4	4	6
Caract. du *Nardo-Callunetea* :							
Nardus stricta	1	2	+	1	1	2	6
Potentilla erecta	1	2	2	2	2	1	6
Luzula campestris	+	1		1	1		4
Galium saxatile	+	+					2
Carex pilulifera			+		+		2
Compagnes :							
Gentiana lutea	+	+	+	+	1	+	6
Festuca rubra commutata	3	2	1		2	2	5
Agrostis tenuis	+	1		+	1	+	5

Compagnes (suite) :	1	2	3	4	5	6	Prés
Deschampsia flexuosa		1	2	3	+	1	5
Arnica montana	+	+	+		1	1	5
Meum athamanticum	1	1			+	+	4
Vaccinium myrtillus	+	+	1	+			4
Selinum pyrenaicum	+	1			1		3
Anthoxanthum odoratum	2	+			+		3
Anemone nemorosa	1	+					2
Dactylorhiza maculata	+	+					2
Succisa pratensis	1	1					2
Solidago virgaurea var.			+			+	2
Pleurozium schreberi			3			+	2
Rhytidiadelphus triquetrus	+		+				2
Rhytidiadelphus squarrosus			1				1
Gymnadenia albida		+					1
Sanguisorba officinalis		1					1
Rhinanthus minor		1					1
Lathyrus montanus		+					1
Carex pallescens		+					1
Melampyrum pratense			+				1
Luzula albida				1			1
Pillum crista-castrensis	+						1
Dicranum scoparium			+				1
Cladona sylvatica						1	1

rochers étaient tous en milieu de lande parcourue par des feux qui, bien que favorables à l'établissement de bouleaux, maintenaient la végétation des rochers découverts. C'est à partir de cette époque, les incendies ayant disparu, que s'établit la hêtraie sous laquelle la couverture des rochers devint celle des situations ombragées. La figure 1 présente le diagramme palynologique d'un ranker épais en situation d'abord découverte (niveaux 1 à 3), puis ombragée (niveaux 4 à 7).

Les rochers actuellement découverts sont soumis à une évolution cyclique de la callune qui les colonise, bien connue depuis les observations de WATT en 1955, suivies de celles de GIMINGHAM (1960), BARCLAY-ESTRUP & GIMINGHAM (1969), où ces auteurs ont décrit quatre phases : pionnière, édificatrice, mature et dégénérative, d'une durée totale de 25 à 30 ans. Ce n'est qu'après cette dernière que des semis de callune apparaissent, initiant un nouveau cycle.

A cette évolution cyclique se superpose une évolution aléatoire provoquée par des catastrophes naturelles, feux et sécheresses prolongées. Dans ce cas, la couverture vivante étant détruite, la matière organique se fissure, puis se détache, entraînée par les pluies, au pied du rocher mis à nu. Bien que la végétation des landes soit fortement pyrophile, les incendies sont maintenant maîtrisés en forêt de Fontainebleau. Par contre, la grande sécheresse de l'été 1976 a causé des destructions semblables sur rochers d'exposition sud (photo *in* LEMÉE, 1982). La reconstitution d'un sol commence par l'établissement de Lichens et de Bryophytes jusqu'à ce que l'épaisseur de matière organique soit devenue suffisante pour permettre la colonisation du *Calluna*.

Quant aux rochers ombragés par des peuplements de feuillus, ils sont l'abri de semblables régressions et, la couche organique s'épaississant, ils s'enrichissent en plantes vasculaires.

TABLEAU IV.– Composition floristique des buttes tourbeuses faces ouest (O) et est (E).

Floristic composition of the peat mounds on faces west (O) and east (E)

	Buttes à sphaignes												sans sph.	
N° des relevés	1		2		3		4		5		6		Prés.		7	8
Exposition	O	E	O	E	O	E	O	E	O	E	O	E	O	E	O+E	O+E
Faces ouest + est :																
Calluna vulgaris	3	5	4	5	1	1	3	4	2	4	3	+	6	6	3	+
Deschampsia flexuosa	+	2	1	+	1		1		1	+	+	+	6	4	1	+
Vaccinium myrtillus	3	2	1	+		3	1		3	2	3	1	5	5	1	
Vaccinium vitis-idaea	1				+	2	1	+	1	2	+		5	3		
Molinia coerulea			+		+		1		+			+	4	1	1	+
Empetrum nigrum									1	+	2		2	1	2	
Galium saxatile	+										1	+	2	1		+
Luzula albida											+	+	1	1	+	+
Faces ouest seules :																
Sphagnum nemoreum	5		5		5		5		5		4		6			
Polytrichum strictum					2				1		1		3			
Vaccinium uliginosum									5				1			5
Nardus stricta									+				1			
Meum athamanticum											+		1			
Sanguisorba officinalis											+		1			
Dicranum scoparium											+		1			
Hylocomium loreum											+		1			
Faces est seules :																
Hylocomium splendens		4		3		1		+		1		2		6	2	2
Pleurozium schreberi		2		2		4				4				4	4	
Cladonia sylvatica						1				+		+		3		+
Cladonia uncialis				+		+								2		
Cetraria islandica				1						1				2		
Polytrichum formosum										+				1		
Potentilla tormentilla												+		1		

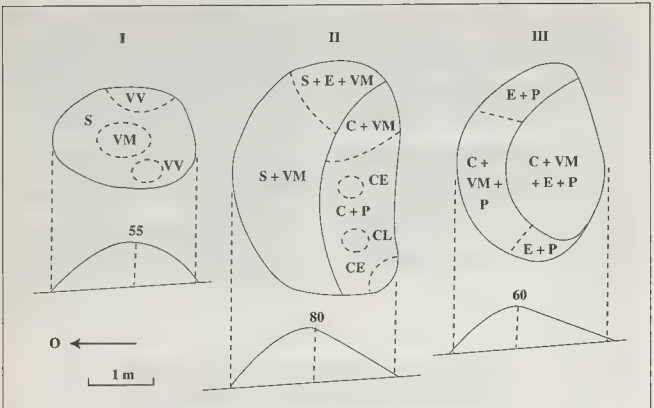


FIG. 2.– Butte de sphaignes sur le Gazon de Faing (Hautes-Vosges).

I) Butte jeune à croissance périphérique II) Butte mature à croissance vers l'ouest. III) Butte en phase terminale C = *Calluna* ; CE = *Cetraria islandica* ; CL = *Cladonia sylvatica* ; E = *Empetrum nigrum* ; P = *Pleurozium schreberi* ; S = *Sphagnum* ; VM = *Vaccinium myrtillus* ; VV = *Vaccinium vitis-idae* Epaisseur maximum en cm.

Sphagnum mounds on the « Gazon de Faing » (Hautes-Vosges).
I) Juvenile mound with peripheric growth II) Mature mound with growth on the west face. III) End phase without growth. Maxima thickness in cm

CHAMP DE BUTTES DE TOURBE SUR PELOUSE SUBALPINE (HAUTES-VOSGES)

Les Hautes Chaumes vosgiennes, surfaces au-dessus de la limite forestière, peuvent porter sur des pelouses sommitales en pente faible et d'exposition ouest, très arrosées, des monticules édifiés par des Sphaignes et isolés nettement de la végétation environnante.

ISSLER (*in* REMPP & ROTHÉ, 1935) fut le premier à les observer. CARBIENER (1970) en fit une étude plus détaillée.

Le Gazon de Faing, entre les cols du Bonhomme et de la Schlucht, entre 1240 et 1290 m d'altitude avec une pente ouest de 6 à 8 %, en donne sur 4 ha un très bel exemple. La composition floristique de la pelouse (TAB. III) permet de l'identifier au *Vaccinio-Callunetum trichorophoretosum* Oberd. 1978 ou *Calluno-Vaccinietum nardetosum* CARBIENER 1970, respectivement de Forêt-Noire et des Vosges. Les six relevés étant classés par ordre d'altitude croissante, on y peut reconnaître dans la partie inférieure un faciès à *Vaccinium vitis-idaea* et *Hylocomium splendens*.

Caractères morphologiques et floristiques des buttes

Leur surface est comprise entre 2,5 et 9 m² et leur plus grande épaisseur est de 45 à 80 cm. Distantes entre elles d'au moins 10 m, elles semblent réparties au hasard. La plupart comprenaient en 1959 deux faces floristiquement très différentes (TAB. IV et FIG. 2 II) : la face ouest, convexe, consistait en un bombement de *Sphagnum nemoreum* (= *acutifolium*), mêlé parfois de *Polytrichum strictum*, d'où émergeaient les chamaephytes *Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus* et *V. vitis-idaea,* rarement *Empetrum nigrum* ou *Vaccinium uliginosum*. La face est, concave, consistait en un tapis d'Hypnacées avec quelque Lichens, surmonté également par *Calluna* et *Vaccinium myrtillus*,

plus rarement *Vaccinium vitis-idaea*. Cet ensemble est bien différent de la pelouse qui l'entoure ; spécifiquement beaucoup plus pauvre que celle-ci, avec 23 espèces seulement contre 41, il lui manque en particulier *Trichophorum germanicum* et *Genista pilosa*, caractéristiques ou différentielles constantes de l'association de pelouse.

Quelques monticules échappent à ce schéma, soit qu'ils sont couverts entièrement par la sphaigne (FIG. 2 I), soit qu'au contraire aucune sphaigne n'apparaisse plus à la surface (rel. 7 et 8 du TAB. IV et FIG. 2 III). En un cas, le monticule était édifié par *Leucobryum glaucum* avec un diamètre de 70 cm et une épaisseur de 25 cm.

Cette composition floristique différente de celle de la pelouse environnante, la genèse et l'évolution propres des buttes à sphaignes qui édifient un milieu nouveau conduisent à les considérer comme des enclaves à exclure des relevés floristiques de la pelouse.

Origine et évolution

L'origine des buttes n'a pu être clairement établie. Elles reposent sur un sol d'arène granitique à horizon supérieur d'humus noir épais de 10 à 15 cm, très acide (pH 4,5) et à rapport C/N supérieur à 25, semblable à celui de la pelouse. Cependant, elles peuvent devoir leur origine à une « légère dépression de terrain » constatée par CARBIENER et qu'il pense être due à un processus de solifluxion (CARBIENER 1963, 1970). Par ailleurs, OCHSENBEIN (1963) remarquait que près des sommets « le sol de ces landes, peu incliné, mouillé et saturé d'humidité, donne un humus noir, dénudé, imperméable, marqué par des flaques d'eau en temps de pluie ». Ces flaques auraient été à l'origine d'un coussinet embryonnaire de *Sphagnum* qui aurait grandi grâce à l'alimentation sur sa face ouest par les eaux des pluies et brouillards, ces derniers très fréquents à ces altitudes, ainsi que par l'interception et l'égouttement par les *Calluna*, *Vaccinium* et *Molinia* qui émergent à la surface (FIG. 2 I). Le monticule sphagneux s'élevant, sa face à l'est ne reçoit plus suffisamment d'eaux météoriques pour alimenter les sphaignes qui sont remplacées par des Hypnacées et des Lichens et où subsistent les chamaephytes (FIG. 2 II). Une coupe publiée par CARBIENER (1970) montre bien que l'ensemble a été précédé par un stade à sphaignes. Il arrive enfin que les sphaignes disparaissent sur toute la surface (FIG. 2 III).

PINS SYLVESTRES ISOLÉS SUR PELOUSE XÉROPHILE

Ce cas a été étudié dans la « plaine de la Solle » en forêt de Fontainebleau. La pelouse, riche en annuelles, a été rattachée par GUITTET & LABERCHE (1972) et GUITTET & PAUL (1974) au *Sileno conicae-Koelerietum* Oberd. 1957. Elle était parsemée de pins sylvestres isolés dont les plus âgés étaient apparus vers 1925 (Fig. 3 et 4). Leur tronc était bi- ou trifurqué à la base et les branches inférieures proches de la surface du sol. La couronne était haute de 12 à 13 m et presque aussi large. Les observations qui suivent ont été réalisées par GUITTET (1961), puis dans le cadre du PBI (RCP n°165 du CNRS).

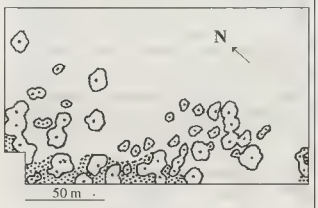


FIG. 3.– Répartition des pins sylvestres sur la pelouse xérophile de la Plaine de la Solle en forêt de Fontainebleau en 1970 (d'après GUITTET & LABERCHE, 1972). Les pointillés représentent les surfaces où le groupement de pelouse est remplacé par un groupement semi-sciaphile à Bryophytes.

Repartition of Scotchpine on the dry meadow in the « plaine de la Solle » (1970). The dotted surfaces are those within dry meadow is replaced by a shaded community with Bryophytes.

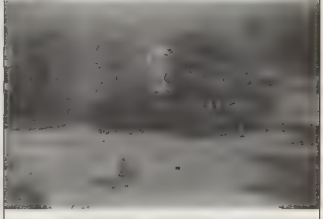


FIG. 4. - Vue sur les enclaves de pins sylvestres âgés sur la pelouse xérophile de la Plaine de la Solle en forêt de Fontainebleau en 1961 (photo J. GUITTET)

A view of old Pinus sylvestris *on the dry meadow of the « Plaine de la Solle » in 1961.*

Modifications écologiques locales provoquées par les pins isolés

La modification microclimatique induite par les pins isolés, d'où découlent les autres, est l'interception du rayonnement solaire qui, en période d'insolation, est la plus importante sous le secteur nord de la couronne proche du tronc et diminue progressivement, hors de celle-ci, dans la zone d'ombre portée (Rg, FIG. 5a). Il en résulte un échauffement parallèle de l'air et du sol près de leur interface ainsi qu'une augmentation du déficit de saturation hydrique et du pouvoir évaporant de l'air.

Quant aux précipitations, leur volume au sol montre sous les couronnes une diminution atteignant vers leur partie centrale jusqu'à moins de 50 % des précipitations incidentes.

Les réserves en eau disponible du sol, dont la capacité de rétention est faible en raison de son caractère sableux, sont aussi fortement modifiées. Alors que sur la pelouse, en périodes sèches, l'assèchement est très rapide sous la surface, mais avec conservation de la réserve sous-jacente, sous les pins, malgré l'interception par les parties aériennes, puis par la litière dont la capacité de rétention est de l'ordre de 6 mm à proximité du tronc, le profil hydrique garde plus d'humidité dans la partie supérieure du sol minéral grâce au rôle de mulch joué par la litière, mais moins en profondeur sous l'effet de l'absorption par les racines du pin.

Les pins âgés avaient accumulé sous leur couronne en 1961 plus de 500 kg de litière totale, diminuant radialement depuis la base du tronc, où elle était riche en écorces, jusqu'aux bords où elle tombait à moins de 1 kg m^{-2}.

Modifications biologiques

Sous les couronnes, le groupement végétal de la pelouse environnante a disparu, remplacé par des espèces ornithochores (*Rubus fruticosus* agg., *Rosa arvensis*, *Crataegus monogyna*, *Prunus spinosa*, *Quercus petraea*, *Asparagus officinalis*, *Solanum dulcamara*) et anémochores (*Chondrilla juncea*, *Lactuca virosa*, *Calamagrostis epigeios*, *Tragopogon major*, *Goodyera repens*, ce dernier lié au pin). Seules espèces de la pelouse, *Carex hirta*, *Poa angustifolia*, *Hieracium pilosella*, *Senecio jacobaea* ont pu se maintenir grâce à leurs stolons ou à leurs souches épaisses.

Évolution de la population des enclaves de pins

La pyramide des âges établie sur l'ensemble de la pelouse de la Solle fin 1969 (GUITTET & LABERCHE, 1972) montre deux groupes, le plus ancien né entre 1924 et 1936, d'origine non établie, le plus récent, descendant du premier, apparu vers 1942, avec des effectifs croissant inégalement. La dissémination des graines était de densité maximum à 2-5 mètres du tronc des anciens arbres (plus de 125 par m^2), diminuant vers l'extérieur pour tomber à moins de 25 par

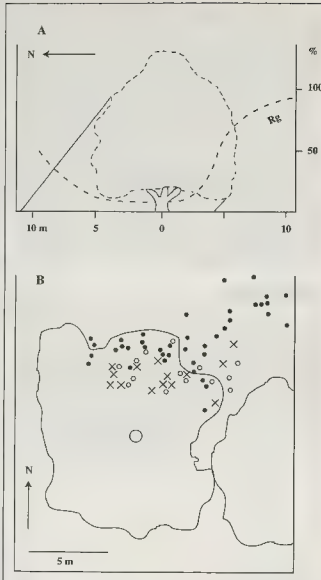


FIG. 5a.– Profil d'un pin âgé d'environ 50 ans isolé dans la Plaine de la Solle. Ombre portée en août à 12 h TMG par ciel pur Rg = valeurs relatives du rayonnement solaire global

FIG. 5b.– Répartition des jeunes individus au voisinage de la couronne en 1969.
• = 5-10 ans,
o = 11-15 ans,
x = 16-25 ans
(d'après GUITTET & LABERCHE, 1972).

5a. Side-face of a pine aged of about 50 years. Shade at 12 h GMT in august with clear sky.
Rg = relative value of global solar radiation.

5b.– Young exemplars repartition under and near the crown in 1969.

m² à une vingtaine de mètres (GUITTET & LABERCHE, 1974). Toutefois les germinations de l'année étaient localisées sous la couronne et à sa périphérie dans le quadrant nord, en relation évidente avec les conditions microclimatiques favorables. Les jeunes pins ont montré naturellement la même répartition (FIG. 5b). La conséquence est une extension directionnelle des enclaves sur la pelouse.

Le Service ONF de la forêt de Fontainebleau a fait couper en 1990 la génération de pins âgés, sans doute pour améliorer la croissance des jeunes pins concurrencés par leur couronne. Les plus âgés de ces derniers étant devenus fertiles, on peut prévoir une poursuite de l'extension de ces jeunes peuplements vers le nord.

FOURRÉS DE HOUX (*ILEX AQUIFOLIUM* L.) SOUS HETRAIE NATURELLE

En forêt de Fontainebleau, la réserve biologique du Gros-Fouteau et, dans sa partie en hêtraie, celle des Hauteurs de la Solle renferment parmi leur peuplement ligneux, aux différents stades d'évolution, des fourrés de houx très apparents en période de défeuillaison. Ceux-ci modifient fortement les conditions écologiques environnantes et éliminent presque totalement le cortège floristique de la forêt, ce qui nous conduit à les assimiler à des enclaves.

Répartition des enclaves

Leur figuration sur la carte du peuplement ligneux dressée par BIDAUD & BEDÉNEAU en 1971 dans la parcelle du Gros Fouteau en réserve intégrale a montré un recouvrement total de 11 % par les fourrés de houx. Leur répartition (FIG. 6) n'est pas aléatoire : les bordures nord et ouest ainsi que la partie sud-ouest en sont dépourvues, les plus grands fourrés étant localisés à l'est et au centre ; entre ceux-ci et les surfaces libres de houx se trouve une bande de petits fourrés qui évoque une progression vers ces dernières. Il existait également une relation avec la structure du peuplement arborescent (CLABAULT, 1976) : les fourrés étaient mieux représentés dans les clairières et sous les perchis que sous les autres stades de celui-ci ; sous vieille futaie, ils montraient une localisation préférentielle sous les chênes âgés encore abondants au Gros Fouteau, peut être en relation avec l'ombre-plus légère produite par ceux-ci comparée à celle produite par les hêtres.

Modifications du peuplement végétal sous les fourrés

Les espèces de la hêtraie-chênaie et de ses clairières (LEMÉE, 1978, 1990) sont totalement éliminées en raison surtout de l'ombrage important et continu du houx, aussi bien les graminées dominantes, *Melica uniflora*, *Brachypodium silvaticum*, *Festuca heterophylla*, que les espèces constantes, *Anemone nemorosa*, *Rubus fruticosus*, à l'exception du *Ruscus aculeatus* et de *Hedera helix*, à

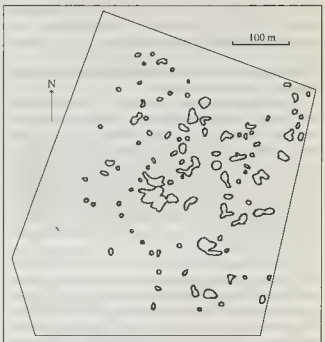


FIG. 6 Répartition des fourrés de *Ilex aquifolium* dans la réserve intégrale du Gros-Fouteau (forêt de Fontainebleau) en 1970 (d'après BIDEAU & BEDENEAU 1971).

Places of thickets of Ilex aquifolium *in the biological reserve of Gros-Fouteau (Fontainebleau forest).*

feuillage permanent, ainsi que de quelques frondes étiolées de *Pteridium aquilinum* (FIG. 7). Les quelques semis de *Quercus* périssent.

Modifications des facteurs écologiques

Le microclimat radiatif est fortement modifié par le feuillage xéromorphe du houx dont la durée de vie moyenne est de deux ans, le LAI (Leaves Area Index) de 2,1 à 2,25 et la transmittance dans le visible seulement de 1,3 a 2,9 % (CLABAULT, 1978). Du fait de cet écran permanent auquel s'ajoute l'écran saisonnier de la strate arborescente, le flux global transmis tombe à environ 2 %, contre 4,3 à 6 % sous la futaie avoisinante en phase feuillée

Les couches holorganiques de surface sont très sensiblement enrichies par la litière des fourrés de houx avec un apport supplémentaire de 105 g m^{-2} sous l'ombre des peuplements âgés de hêtres et de chênes, de 155 g m^{-2} dans les clairières.

Au contact des fourrés s'accumule en période sèche et venteuse de la litière de la hêtraie-chênaie périphérique. Ainsi CLABAULT & LEMÉE (1980) ont constaté un doublement pondéral des couches sur les bordures d'un fourré. L'épaisseur de ces couches augmente encore plus sensiblement : en été, alors qu'elle est hors des fourrés de 2,5 à

3,5 cm, elle s'élève sous ceux-ci à 8-11 cm, ce qui constitue un obstacle à la pénétration des racines de germinations d'arbres jusqu'à l'horizon humique.

Constitution de petits systèmes écologiques à l'intérieur de l'écosystème englobant

Les enclaves de houx apportent à la hêtraie-chênaie une biomasse et des ressources en bioéléments complémentaires. Appliquée à un échantillon de 138 m², leur biomasse aérienne totale est en moyenne de 5,4 kg m⁻² dont 5,3 % de feuilles en été. Selon PETERKEN & NEWBOULD (1966), des fourrés de houx dans le sud de l'Angleterre ont montré une biomasse aérienne semblable : 5,6 kg m⁻² dont 6 % de feuilles. Si l'on adopte la masse de l'appareil souterrain établie par ces auteurs, la biomasse totale s'élève à 7,45 kg m⁻².

La production aérienne annuelle est en moyenne de 0,45 kg m⁻², ce qui représente, dans les situations sous futaie, la moitié de celle de cette dernière.

Le retour au sol des bioéléments par la litière est donc très sensiblement augmenté (TAB. V) et leur recyclage accéléré par la décomposition rapide en été des feuilles du houx dont le temps de demi-décomposition est de 9 mois alors que celui de la litière du chêne et du hêtre est respectivement de 16 et 19 mois (LEMÉE & BICHAUT, 1973)

TABLEAU V.– Apport comparé de bioéléments majeurs par chute de feuilles du houx et du hêtre, en g m⁻² par an

Annual returned of nutrients on the soil by leaves of holly and beech, in g m⁻² year

	N	P	K	Ca	Mg
Ilex	1,9	0,06	1,5	2,2	0,87
Fagus	3,4	0,13	3,2	4,4	0,8
Ilex/Fagus (%)	56	46	47	50	108

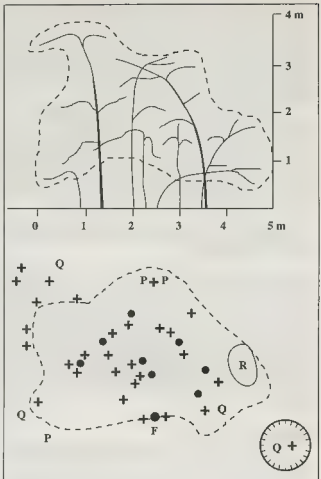


FIG. 7.– Profil et plan d'un fourré de *Ilex aquifolium* sous haute futaie au Gros-Fouteau. En tirets, limite de la phyllosphère. • = tiges ; + = rejets ; F = jeune *Fagus* ; Q = vieux chêne mort ; P = frondes de *Pteridium* ; R = tache de *Ruscus aculeatus*

Side face and plane of a thicket of Ilex aquifolium *under old growth forest in the reserve of Gros-Fouteau. Dash line : sides of the phyllosphere.* • = *saplings* ; + = *aerial shoots* , F = *young* Fagus ; Q = *old* Quercus *dead* ; P = *frond of* Pteridum ; R = *patch of* Ruscus aculeatus.

Origine et dynamique des fourrés de houx

Les profils palynologiques réalisés dans la réserve des Hauteurs de la Solle (LEMÉE, 1981) ont montré la présence du pollen d'*Ilex* depuis la phase à tilleuls, la première qui soit représentée, à l'âge du Bronze vers 4000 B.P. (avant le présent), jusqu'à la hêtraie actuelle. Les individus les plus âgés actuellement vivant dans la réserve intégrale du Gros Fouteau n'y sont apparus que vers 1930, isolés ou en petits groupes, sans doute à partir de baies transportées par les oiseaux depuis la parcelle, contiguë, des Hauteurs de la Solle où existent des individus âgés de plus de 150 ans.

L'extension des fourrés est réalisée selon plusieurs processus :

1) accroissement latéral des rameaux d'environ 10 cm par an ;
2) apparition de tiges à partir de drageons parfois jusqu'à 1 mètre hors des couronnes (FIG. 7) ;
3) apparition de nouveaux individus à la périphérie à partir de graines, mais exceptionnelle et de croissance lente par suite de l'abroutissement par les Cervidés

Ces enclaves sont donc actuellement en expansion. L'absence de réussite des semis d'arbres sous leur phyllo-

sphère pose le problème de l'évolution future de la réserve dont le houx pourrait devenir un constituant important.

COLONIES DE *CALAMAGROSTIS EPIGEIOS*, GRAMINÉE SOCIALE DES SURFACES DÉCOUVERTES DE FORET

Dans une étude cartographique de la végétation en 1969-70 (BOUCHON *et al.*, 1973), puis par FAILLE en 1972, dans la réserve de la Tillaie, en forêt de Fontainebleau, les surfaces colonisées par le *Calamagrostis epigeios* ont été figurées (FIG. 8). Il en a été relevé 46 sur 34 ha, de surface comprise entre 5 et 450 m², dans des ouvertures sur tous les sols à l'exception des sols podzoliques et podzols, les moins fertiles. Un autre facteur limitant est la proportion de rayonnement non interceptée par les surfaces boisées environnantes ; une valeur supérieure à 10 % du rayonnement global en phénophase feuillée est nécessaire, la vigueur et la fertilité augmentant avec le rayonnement incident (FAILLE, 1977b). Pour les raisons suivantes, nous considérons comme enclaves ces taches de *Calamagrostis* dans les clairières, qui font partie des stades d'évolution cyclique de la hêtraie naturelle.

Modification du peuplement végétal

De la végétation antérieure seules subsistent les espèces à rhizome superficiel, *Viola silvestris, Anemone nemorosa, Hedera helix,* ou à enracinement assez profond, *Euphorbia amygdaloides, Ruscus aculeatus,* tandis que les trois Graminées forestières dominantes, *Melica uniflora, Brachypodium silvaticum, Festuca heterophylla,* et les autres espèces à racines fines superficielles sont presque éliminées. Cette évolution floristique est dûe à la colonisation du sol par l'appareil souterrain du *Calamagrostis* dont les rhizomes puissants et ramifiés sont à une profondeur de 8 à 10 cm.

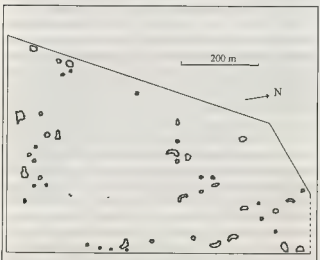


FIG. 8.– Répartition des colonies de *Calamagrostis epigeios* dans la réserve intégrale de la Tillaie en 1970-1972.

Repartition colonies of Calamagrostis epigeios *in the integral reserve of la Tillaie in 1970-1972*

Modification des caractères de l'écosystème enclavant

Les biomasses aérienne et souterraine sont plus élevées, atteignant respectivement 300g m^{-2} et 290 à 440 g m^{-2} (FAILLE, 1977a). La litière, de décomposition lente (temps de demi décomposition : 15 mois), accumule environ 600 g de matière sèche par m^2 (FAILLE & FARDJAH, 1977). Les caractères physico-chimiques de l'humus sont modifiés dans le sens d'une plus grande fertilité (FAILLE, 1977 b).

En période de sécheresse prolongée, l'eau disponible du sol est rapidement épuisée dans toute son épaisseur par suite de sa colonisation complète par les racines du *Calamagrostis* tandis que dans la clairière environnante elle est épuisée seulement dans sa partie supérieure (FARJAH *et al.*, 1980).

Dynamique des enclaves de *Calamagrostis*

L'élargissement des enclaves de *Calamagrostis* se produit à partir d'un point initial par des rhizomes sympodiaux vigoureux qui émettent des tiges feuillées et des chaumes fertiles atteignant 80 et 110 cm de hauteur. En quelques années, une surface de plusieurs dizaines de m^2 peut être couverte. Mais la vigueur décroît rapidement dans la partie centrale, réduisant la biomasse aérienne, et la densité des panicules diminue (FAILLE & FARDJAH, 1970). Par ailleurs, l'extension maximale des enclaves peut être stoppée par l'ombrage des arbres bordant la clairière ou par l'envahissement marginal de turions de *Rubus*. Depuis l'époque de leur extension maximale, représentée par la carte FIG. 8, ces enclaves ont régressé dans la Tillaie jusqu'à être presque disparues en 1989 par la suite de la fermeture des clairières (FAILLE, doc. inédit). Les tempêtes de 1990 ont ouvert de nouveaux espaces, surtout dans la réserve du Gros-Fouteau, mais l'absence de sources proches de diaspores, alors qu'elles étaient abondantes au contact de la Tillaie dans les années 60, rend problématique la formation de nouvelles enclaves de *Calamagrostis*.

DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Un caractère commun à toutes les enclaves décrites ci-dessus est leur morphologie différente de celle des unités qui les entourent, créant ainsi un élément nouveau du paysage et posant le problème de leur originalité floristique, dynamique ainsi que leurs relations avec la notion d'écosystème.

D'un point de vue phytosociologique, les enclaves qui constituent de petits groupements comme les pins isolés, ou assemblages de groupements comme les rochers et les microtourbières, doivent être détachées de l'association qui les héberge, bien que dépendantes de celle-ci, comme on le fait pour les groupements épiphytiques forestiers que BRAUN-BLANQUET avait précisément qualifiés « d'associations dépendantes ». Par contre, les fourrés de houx dans la chênaie-hêtraie ou dans un stade de reconstitution de celle-ci, ainsi que les taches de *Calamagrostis* établies dans les clairières, dépourvus d'espèces particulières, mais ayant éliminé la quasi totalité des espèces du groupement dans lequel ils sont établis et où ils introduisent un élément d'hétérogénéité floristique interne, ne peuvent être qualifiés que de faciès de celui-ci.

La notion d'écosystème, basée sur les concepts de fonctionnement, stockage et utilisation de l'énergie, biomasse et productivité, chaînes-alimentaires, circulation des bio-éléments et de l'eau, oblige, par leurs singularités vis-à-vis de l'écosystème qui les enveloppe, à considérer les enclaves comme des écosystèmes originaux. Les informations bien que fragmentaires, rapportées sur les caractères fonctionnels particuliers des enclaves décrites plus haut en sont des exemples.

Dans tous les cas, il y a interdépendance de ces petits écosystèmes avec leur écosystème-hôte en raison des interfaces importantes par rapport à leur surface propre. La flore ornithochore et anémochore sous les vieux pins isolés, absente des pelouses qui les entourent, est bien une conséquence de leur caractère de reposoir pour les oiseaux frugivores et d'obstacle au vent. Les fourrés de houx ont une productivité dépendante de la phase d'évolution du système enclavant ; réciproquement, ils entravent la régénération des arbres caducifoliés par leur action d'écran contre la lumière et par l'accumulation importante de litières. Les peuplements de *Calamagrostis* dans les vides forestiers sont étroitement dépendants de ceux-ci par leur intolérance à l'ombrage ; mais, comme les enclaves de houx, ils bloquent la régénération des arbres par compétition, accumulation de litière et peut être allélopathie. Cette entrave à l'évolution naturelle des ouvertures vers le reboisement répond au « modèle d'inhibition » de CONNELL & SLATYER (1977), créant, selon WHITTAKER & LEVIN (1977), un « plateau de succession ».

A la différence des enclaves liées au substrat, dont la surface demeure constante, les enclaves d'origine végétale évoluent vers un élargissement aux dépens de l'écosystème, très lentement (quelques mm par an) dans le cas des buttes de sphaignes, très rapidement dans celui du *Calamagrostis* (jusqu'à près de 1 m par an), intermédiaire dans celui des arbres (10 à 15 cm). Outre cet accroissement en taille des individus initiaux, l'enclave peut s'étendre par production de jeunes individus périphériques, soit pas dissémination orientée de diaspores (cas du pin FIG 5b), soit par voie végétative (cas du houx FIG. 7).

Ces ébauches d'écosystème peuvent même dans certains cas parvenir à se substituer à l'écosystème d'accueil ; elles constituent alors l'amorce d'un cas classique de succession, tel que les pins sur pelouse xérophile (FIG. 3) et, peut-être, les fourrés de houx dans la chênaie-hêtraie comme dans des forêts inexploitées du nord de l'Allemagne où KOOP (1981) admet la possibilité d'un stade terminal à *Ilex*.

Inversement, les enclaves peuvent être détruites ou transformées. Ainsi la couverture végétale des rochers découverts est soumise aux risques d'incendie, de sécheresse prolongées ou de piétinement, mais peut se transformer en une couverture de rochers ombragés si des arbres s'établissent à leur périphérie (FIG. 1). Les tourbières subalpines peuvent cesser leur croissance par disparition des sphaignes en période de sécheresse (FIG. 2, III). Les pins sylvestres sur pelouse disparaissent naturellement par sénescence ou prématurément par incendies, gradations occasionnelles du lophyre du pin ou abattage. les clones de *Calamagrostis* peuvent être arrêtés dans leur expansion, puis détruits par la progression naturelle de l'ombrage aux dépens des clairières.

Un autre caractère à envisager consiste dans les différences de densité des enclaves soit dans l'espace, soit dans le temps. Ainsi, lorsque les rochers couvrent toute la surface de pentes de la forêt de Fontainebleau dont ils constituent les célèbres « chaos », ils réduisent la lande à des couloirs étroits qui bénéficient d'apports d'eau supplémentaires et créent de nombreuses expositions nord favorables à l'établissement d'arbres et d'arbustes divers (LEMÉE, 1992) ; un écocomplexe, selon l'expression proposée par BLANDIN & LAMOTTE (1988), miniaturisé, semi-boisé et stable, s'est constitué. L'augmentation de densité des pins sur la pelouse du *Stileno conicae-Koelerietum* conduit à son remplacement par un groupement nouveau, le *Dicrano-Pinetum* (FIG. 2). La confluence de quelques fourrés de houx a créé dans la réserve du Gros-Fouteau des surfaces continues de plus de 100 m² où la régénération du hêtre et du chêne est devenue impossible. Dans des parcelles forestières où la régénération a échoué, les taches de *Calamagrostis* peuvent devenir assez nombreuses pour constituer une prairie étendue, devenant ainsi un élément de la mosaïque forestière en l'absence d'interventions humaines

Ainsi, la notion d'enclave telle que nous la concevons ici se définit par une composition floristique particulière introduisant dans une surface par ailleurs homogène un élément d'hétérogénéité de type insulaire perceptible dans le paysage et se différenciant en outre par la constitution d'une ébauche de système écologique original. L'existence de ces couples enveloppe/enclave est un cas d'hétérogénéité structurale dont l'analyse paraît avoir été négligée.

Ces enclaves sont à distinguer des « patterns » définies par WATT (1947) comme des mosaïques de stades dans des successions cycliques. Par contre, certaines d'entre elles peuvent être identifiées aux « patches » selon WHITTAKER & LEVIN (1977) pour qui « chaque tache peut être regardée comme une île caractérisée par des paramètres locaux d'habitat, âges successifs, dimensions et caractéristiques biologiques », constituant un stade après une perturbation avec retour vers un climax. Notre concept d'enclave est plus large, car indépendant de la notion de stade de succession, bien que des enclaves végétales puissent être concurrentes de l'unité enclavante jusqu'à s'y substituer, comme les enclaves de pins sur pelouse qui sont l'amorce d'un stade d'évolution vers un climax. Dans d'autres cas au contraire, elles se greffent de façon plus ou moins durable sur un stade climacique (cas des microtourbières sur pelouse subalpines) ou entravent le retour à celui-ci (cas des fourrés de *Ilex* et des taches de *Calamagrostis*).

BIBLIOGRAPHIE

ALLEN, T.F.H. & STARR, T.B., 1982.– *Hierarchy : perspectives for ecological complexity.* The University of Chicago Press, Chicago and London : 310p

AUGER, P., BAUDRY, J. & FOURNIER, F., 1992.– *Hierarchies et échelles en Ecologie.* Naturalia Public., 300 p

BARCLAY-ESTRUP, P. & GIMINGHAM, C.H., 1969.– The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *J. of Ecol.*, 57 : 737-758

BIDAUD, J. & BEDENEAU, M., 1971.– *Carte du peuplement ligneux du Gros-Fouteau,* parcelle 277, au 1/1000e. Labor. de Biologie végétale Paris VI, Fontainebleau.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1988.– Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bull. Ecol.*, 19 : 547-555.

BLANDIN, P. & LAMOTTE, M., 1989.– L'organisation hiérarchique des systèmes écologiques *SITE/ATTI 7, Atti del 3° Congresso Nazionale della Societa Italiana di Ecologia (Siena, 21-24 ottobre 1987) : 35-48.*

BLANDIN, P. & LUCE, J.-M., 1994.– La surveillance des systèmes écologiques et de la biodiversité, problèmes conceptuels et méthodologiques. *Bull. Soc. entomol. France,* 99 n° spécial : 39-54.

BOISSIERE J.C., 1990.– Les Lichens saxicoles et terricoles de la forêt de Fontainebleau. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 137 , Lettres bot. : 175-195.

BOUCHON, J., FAILLE, A , LEMEE, G., ROBIN, A.M. & SCHMITT, A., 1973.– *Cartes et notice des sols, du peuplement forestier et des groupements végétaux de la réserve biologique de la Tillaie en forêt de Fontainebleau.* Labor d'Ecol Végétale Université de Paris-Sud, Orsay : 10 p

BUREL, F., 1992.– Utilisation multivariée pour détecter des niveaux d'organisation écologique dans un paysage. *In : Hiérarchies et échelles en Ecologie,* AUGER P., BAUDRY J. & FOURNIER F (eds), Naturalia public. : 173-186.

CARBIENER, R., 1963.- Les sols du massif du Hohneck. Leurs rapports avec le tapis végétal *In : Le Hohneck ; aspects physiques, biologiques et humains,* éd par l'assoc. philomat. d'Alsace et Lorraine. 103-154

CARBIENER, R., 1970.– Frostmusterböden, solifluktion, pflanzenge sellschaftsmosaik und struktur, erlautert am beispiel der Hochvogesen *In : Gesellschafts-morphologie,* Internat. Symp. Rinteln 1966, W. Junk, den Haag : 187-217.

CLABAULT, G., 1978.– Etude écologique du houx (*Ilex aquifolium* L.) : *analyse stationnelle et étude écophysiologique de la photosynthèse.* Thèse Univ. Paris-Sud, Orsay : 146 p

CLABAULT, G. & LEMEE, G., 1980. Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. VII : Structure et fonctions des peuplements de houx (*Ilex aquifolium* L.) *Rev. d'Ecol. (Terre Vie),* 34 : 317-334.

FAILLE, A, 1977a.– Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. I : Rôle dans le cycle de la matière organique et des bioéléments majeurs. *Bull Ecol* , 8 : 211 21.

FAILLE, A, 1977b.– Action des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth dans la dynamique des écosystèmes de la forêt de Fontainebleau. II : Influence sur quelques caractères des humus et leurs activités microbiennes *Rev. Ecol. et Biol. du Sol,* 14 : 289-306

FAILLE, A., & FARDJAH, M., 1977 – Structure et évolution des peuplements de *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth en forêt de Fontainebleau *Ecol. plant.,* 12 : 323-341.

FARDJAH, M., LEMEE, G. & PONTAILLER, J.-Y., 1980.– Dynamique comparée de l'eau sous hêtraie et dans des coupes nues ou à *Calamagrostis epigeios* en forêt de Fontainebleau. *Bull. d'Ecol.,* 11 : 11-31.

FORMAN, R.T.T. & GODRON, M., 1986 – *Landscape Ecology.* John Wiley and Sons : 619 p

GIMINGHAM, C.H., 1960.– Biological Flora of the British Isles *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *J. of Ecol.*, 48 : 455-483.

GUITTET J., 1961.- *Contribution à la connaissance des modifications de la végétation et de l'habitat par l'implantation du Pin sylvestre sur une pelouse xérophile* DES Univ. Paris, Centre d'Orsay, multigr. : 81 p.

GUITTET J. & LABERCHE J.-C., 1972.– L' implantation naturelle du Pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. I : Description de la station de la plaine de la Solle et programme des recherches. *Bull. Soc d'Ecol.*, 3 : 435-447.

GUITTET J. & LABERCHE J.-C., 1974.– L'implantation naturelle du Pin sylvestre sur pelouse xérophile en forêt de Fontainebleau. II : Démographie des graines et des plantules au voisinage des vieux arbres. *Œcologia plant.*, 9 : 111-130.

GUITTET J. & PAUL P.,1974.– La végétation des pelouses xérophiles de Fontainebleau et ses relations avec quelques facteurs édaphiques *Vegetatio,* 29 : 75 88

KOOP H., 1981.– Vegetatiestruuctuur en dynamick van twee natuurlijke bossen : het Neunburger en Hasbrucker Urwald. *Versl. Landbouwkd Onderz.,* 904, Pudoc, Wageningen 112 p (english summary).

KUBIENA W., 1953.– *Soils of Europe* Thomas Murby and Co., London, 317 p

LEFEUVRE, J. C. & BARNAUD, G., 1988.- Ecologie du paysage : mythe ou réalité ? *Bull. d'Ecol.*, 19 . 493-522

LEMÉE, G., 1978 – La hêtraie naturelle de Fontainebleau. *In Problèmes d' Ecologie : structure et fonctionnement des écosystèmes terrestres,* Lamotte et Bourlière (éds.). Masson Paris : 75-128

LEMÉE, G., 1981 – Contribution à l'histoire des landes de la forêt de Fontainebleau d'après l'analyse pollinique des sols. *Bull. Soc Bot Fr., Lettres bot* , 128 : 189-200.

LEMÉE, G., 1982 – Etat actuel et dynamique de la végétation et des sols sur les pentes d'éboulis rocheux en forêt de Fontainebleau : un exemple de complexe symphytosociologique. *Documents phytosociol.*, VI : 279-294

LEMÉE, G , 1990.- Les réserves biologiques de la Tillaie et du Gros-Fouteau en forêt de Fontainebleau, écocomplexes climaciques. *Bull Soc. Bot. Fr., Lettres bot.*, 137 : 47-62

LEMÉE, G., 1992.– Le paysage végétal de la réserve biologique des Hauteur de la Solle en forêt de Fontainebleau : un exemple de synassociation soustraite aux interventions de l'homme. *Rev. d'Ecol. (Terre Vie),* 47 : 351-366.

LEMÉE, G., & BICHAUT, N., 1973.– Recherches sur les écosystèmes des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. II : Décomposition de la litière de feuilles des arbres et libération des bioéléments. *Oecologia plant.*, 8, 153-174.

MUXART, T., BLANDIN, P. & FRIEDBERG, C., 1992. Hétérogénéité du temps et de l'espace : niveaux d'organisation et échelles spatio-temporelles. *In* : JOLLIVET, M. (éd.) : *Entre Nature et Société, les passeurs de frontière*. Edit. du CNRS, Paris : 404-425.

OCHSENBEIN, G., 1963.– La végétation du Hohneck. *In* : *Le Hohneck, aspects physiques, biologiques et humains*, éd. par l'Assoc. philom. d'Alsace et Lorraine : 157-184.

O'NEIL, R.V., DE ANGELIS, D.L., WALDE, J.B. & ALLEN, T.F.H., 1986 – *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ. Presse, NJ : 253 p.

PÉRÈS, J.M. & PICARD J., 1958 - *Manuel de Bionomie benthique de la Mer Méditerranée. Réc. travaux Stat. marit. Endoume*, fasc. 23, Bull. 14.

PETERKEN, C.F. & NEWBOULD, P.J., 1966.– Dry matter production by *Ilex aquifolium* L. in the New Forest. *J. of Ecol.*, 54 : 143-150.

REMPP, G. & ROTHÉ, J.P., 1935.– Sur certaines formations du sol dans les Hautes-Vosges : tenters de vaches et réseaux de buttes. *Bull. Serv. Carte géol. Alsace*, 2 : 215-225.

TURNER, M.G. & GARDNER, R.H. 1991.– *Quantitative methods in landscap Ecology*. Springer Verlag : 536 p.

WATT, A.S., 1947 – Pattern and process in the plant community. *J. of Ecol.*, 35 : 1-22.

WATT, A.S., 1955.– Bracken versus heather, a study in plant sociology. *J. of Ecol.*, 43 : 490-506.

WHITTAKER, R.H. & LEVIN, S.A., 1977.– The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Popul. Biology*, 12 : 117-139.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

An enclave is a small area totally surrounded by units of vegetation that differ both floristically and ecologically. Enclaves differ also by their functional characters, and thus can be considered as distinct and autonomous fragmentary ecosystems. Interactive links exist between enclaves and their environment. On an homogeneous area, they introduce a patch of heterogeneity in the landscape.

Five examples of enclaves are described in this paper, their origin and evolution corresponding to different models.

Isolated rocks that rise by places on heath stands *(Calluna, Pteridium* and *Molinia)* show on shelves patches of heath where *Calluna is* dominant over a layer of bryophyta established on a thin organic soil. On their subvertical faces, these rocks bear permanent lichenic communities. An evolution towards a shady rock state may occur through the establishment of broadleaf trees by the edges, aided by the extra rain water supply running off the rocks and by the shaded ambience in northern areas. Shady rocks are then covered by shade-tolerant communities.

The other enclaves of vegetation described in this paper are hummocks of *Sphagnum* peat isolated on subalpine low grasslands, isolated Scots pine trees *(Pinus sylvestris)* on xerophilous grasslands, bushes of holly *(Ilex aquifolium)* under an unexploited oak-beechwood, patches of *Calamagrostis epigeios* in the forest gaps. The first two examples lead to communities that differ notably from the surroundings. From a phytosociological point of view, they have to be treated separately. The latter two examples show an evolution towards communities having a lower diversity but that can be considered as a facies of the previously observed communities.

Considering the ecosystem concept, enclaves of vegetation differ from the host ecosystem by solar radiation interception (Scots pine and holly examples), a global increase in biomass and necromass, an increase in bioelements storage and fluxes, a modification at the water cycle level (Scots pine and *Calamagrostis* examples).

The evolution of enclaves is affected by transformation, extension, regression or disappearance processes. Isolated rocks show an example of a possible modification of a community with shade appearance. Peaty hummocks grow very slowly towards west (a few mm per year) as rain and dew are coming from there. Simultaneously, no growth is observed on their eastern side and this edge of the community slowly changes into heathland after *Sphagnum* extinction.

The extension of enclaves occurs when the individuals on the site grow, or if young individuals appear by the edges : pine seedlings in the shade of mature trees (on the northern side of their crowns), rootsuckers of holly or strong rhizomes of *Calamagrostis* spreading in all directions. The increase in the area of enclaves leads to merger phenomena causing the substitution of the early communities by new ones. By this way, an increase in the density of Scots pine saplings in a xerophilous grassland leads to the emergence of a new community: the *Dicrano-Pinetum*. When holly bushes merge in unexploited oak-beechwoods, they form large evergreen thickets that stop the regeneration of beech and oak for two reasons: shade and litter accumulation. Thus we can consider that holly is a climacic component of these forests. In managed forests, when regeneration fails, *Calamagrostis* populations form dense spots impeding tree regeneration by litter accumulation, competition for water supply and perhaps allelopathic actions. These standstill phenomena in forest evolutive cycles are in agreement with the « inhibition model » described by CONNELL & SLATYER and are part of the succession plateaus- according to WHITTAKER & LEVIN.

Various events may cause the regression or disappearance of enclaves: fires or dry periods when considering rocky sites; fire, damages by *Diprion pini* or forest management on pine stands, evolution towards a forest stand in the case of the shade-intolerant *Calamagrostis*.

As a conclusion, an enclave appears as a fluctuating unit, against time when considering topographic enclaves and against space and time for enclaves of vegetation.

Ecologie, t. 25 (4) 1994 : 245-249

RÉSISTANCE AU FROID ET JEÛNE HIVERNAL CHEZ LE DIPLOPODE *POLYZONIUM GERMANICUM* BRANDT (POLYZONIIDA : POLYZONIIDAE)*

Jean-François DAVID & Guy VANNIER

Laboratoire d'Ecologie Générale (ER 71 CNRS), Muséum National d'Histoire Naturelle, 4 avenue du Petit-Château, 91800 Brunoy.

SUMMARY
(original scientific paper)

COLD-HARDINESS AND WINTER STARVATION IN THE MILLIPEDE POLYZONIUM GERMANICUM *BRANDT* (POLYZONIIDA POLYZONIIDAE).

The supercooling points (SCPs) of overwintering specimens of Polyzonium germanicum *were compared between two samples, one from the field and another starved for 2 months in the laboratory. In the field, the average SCP was 13.4 °C for males and 9.8 °C for females. After starvation, the average SCP was significantly lower, -16.9 °C in both sexes, whatever temperature the animals underwent in the laboratory. Simultaneously, the relative water content of individuals increased and their relative fat content decreased, however, these changes may not result from starvation, both parameters being temperature-dependent. The results suggest that most overwintering females feed in the field, whereas a substantial proportion of males show spontaneous fasting. Hence, males are better protected from freezing than females. The results are consistent with the theory which identifies the gut as the principal site of ice nucleation in freezing intolerant arthropods. They also show that dehydration is not a prerequisite for SCP being depressed in millipedes.*

KEY WORDS : Supercooling point - Water content - Fat content - Starvation - Diplopoda - *Polyzonium germanicum*.

RÉSUMÉ
(travail original)

Le point d'abaissement cryoscopique (PAC) de Polyzonium germanicum *en hiver est comparé dans une population naturelle et après 2 mois de jeûne au laboratoire. Dans la nature, le PAC moyen est de -13,4 °C pour les mâles et de -9,8 °C pour les femelles. Le PAC moyen des animaux ayant jeûné est significativement plus bas et s'établit à -16,9 °C dans les deux sexes, indépendamment de la température de jeûne. Parallèlement, la teneur en eau des animaux augmente et leur teneur en graisse diminue, mais ces modifications ne peuvent pas être imputées directement au jeûne, les teneurs étant dépendantes de la température. Les résultats suggèrent que dans la nature, la plupart des femelles s'alimentent pendant l'hiver alors qu'une grande partie des mâles jeûnent spontanément. De ce fait les mâles sont mieux protégés contre le gel que les femelles. Les résultats sont conformes à la théorie qui considère le tube digestif comme le principal site de nucléation de la glace chez les Arthropodes intolérants à la congélation. Ils démontrent aussi que la déshydratation n'est pas une condition nécessaire à l'abaissement du PAC chez les Diplopodes.*

MOTS CLÉS : Point d'abaissement cryoscopique - Teneur en eau - Teneur en graisse - Jeûne - Diplopodes - *Polyzonium germanicum*.

INTRODUCTION

Les Diplopodes, contrairement aux autres classes d'Arthropodes, ont été très peu étudiés du point de vue de la résistance au froid. Il est vrai que beaucoup d'espèces des régions tempérées s'enfoncent plus ou moins profondément dans le sol pendant l'hiver (BOCOCK & HEATH, 1967 ; DAVIS *et al.*, 1977 ; GEOFFROY, 1985 ; DAVID, 1995) et sont ainsi protégées des températures négatives régnant à la surface du sol par leur comportement fouisseur. Le gel peut néanmoins pénétrer sous les litières forestières, même sous climat Atlantique (e.g. VANNIER, 1970), et atteindre certaines populations lors d'hivers rigoureux. Dans ces conditions, le point d'abaissement cryoscopique (PAC) des individus peut être important pour la survie des populations. Le PAC est la température à laquelle l'eau corporelle gèle spontanément lorsqu'un animal poïkilotherme

* Manuscrit reçu le 6 janvier 1995 ; version révisée acceptée pour publication le 27 février 1995

est refroidi à raison de 1 °C/mn (SALT, 1966). Par définition, il constitue la température létale la plus basse chez les espèces intolérantes à la congélation – ce qui s'avère être le cas de *Polyzonium germanicum*.

Cette courte note présente les valeurs du PAC mesurées l'hiver chez cette espèce, ainsi que ses relations avec les teneurs en eau et en graisse des individus ; mais le principal objectif est de comparer les valeurs obtenues dans la population naturelle et dans un échantillon ayant jeûné 2 mois au laboratoire. En effet, l'importante variabilité individuelle du PAC qui est apparue dès les premières mesures a conduit à supposer que, dans la population hivernante, certains individus se nourrissent et d'autres non. Chez plusieurs espèces d'insectes intolérants à la congélation, il a été démontré que lorsque le PAC varie d'un individu à l'autre, ceux qui ont le tube digestif débarrassé de particules alimentaires présentent les PAC les plus bas (SØMME & CONRADI-LARSEN, 1977 ; BLOCK & ZETTEL, 1980 ; CHAUVIN & VANNIER, 1988). Mais chez *P. germanicum*, espèce à régime alimentaire liquide, il est difficile de reconnaître les individus qui jeûnent par examen direct du contenu digestif. Aussi avons-nous utilisé une méthode indirecte (comparaison du PAC dans la nature et après un jeûne forcé) pour tenter de savoir si la variabilité rencontrée chez ce Diplopode peut être liée à la prise de nourriture.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

P. germanicum est un Diplopode du sol, très répandu en Europe, dont la masse fraîche s'étend de 0,1 mg chez les jeunes de stade I à environ 40 mg chez les plus grands adultes. L'étude porte sur des individus sexuellement différenciés appartenant aux stades V et suivants (DAVID & COURET, 1985), provenant d'une litière de *Pinus sylvestris* de la forêt d'Orléans (France). L'échantillon représentant la population naturelle se compose de 48 mâles et 57 femelles prélevés pendant les hivers 1990-91 et 1991-92 (Décembre à Mars), placés à 5 °C sur papier filtre humide (100 % d'humidité relative) et traités dans les deux jours suivant le prélèvement. Les prélèvements des deux hivers sont regroupés après vérification de l'homogénéité du PAC moyen d'une année à l'autre. L'échantillon soumis au jeûne se compose de 17 mâles et 19 femelles prélevés en Décembre 1991, placés 2 mois au laboratoire à l'obscurité sur papier filtre humide et traités en Février 1992. Le jeûne a lieu à deux températures : 5 °C pour un lot de 19 individus (11 mâles ; 8 femelles) et 15 °C pour un lot de 17 individus (6 mâles ; 11 femelles).

Pour chaque individu, le PAC est d'abord mesuré selon la méthode décrite par VANNIER (1994). Les animaux sont placés dans une chambre de mesure en acier de 3 cm de diamètre refroidie par un cryostat à raison de 1 °C/mn. Ils sont enfermés dans une papillotte en papier d'aluminium en contact étroit avec un thermocouple Ni-Cr de 0,25 mm de diamètre relié à un thermomètre électronique, lui-même connecté à un enregistreur potentiométrique qui permet de repérer le PAC lors de l'émission de la chaleur de cristallisation (précision 0,1 °C).

Les teneurs en eau et en graisse sont déterminées selon la méthode décrite par DAVID & VANNIER (1995). Pour chaque individu, sont mesurées la masse fraîche, la masse sèche (après 48 h de séchage à 60 °C et 2 semaines au dessiccateur) et la masse sèche dégraissée (après 2 semaines dans un mélange chloroforme-méthanol 2 : 1 v/v et séchage). Les masses d'eau et de graisse sont déterminées par différence et les teneurs sont exprimées en pourcentage de la masse sèche dégraissée.

Comme les paramètres étudiés peuvent varier avec la taille des animaux (DAVID & VANNIER, 1995), chaque échantillon couvre à peu près la même gamme de taille corporelle exprimée en nombre d'anneaux pédifères. Cette gamme va de 18 à 48 anneaux pour l'échantillon issu du terrain, de 19 à 42 anneaux pour l'échantillon jeûnant à 5 °C et de 18 à 47 anneaux pour l'échantillon jeûnant à 15 °C.

Les analyses statistiques (analyse de variance à deux facteurs croisés ; tests U de Mann-Whitney et t de Student ; calcul et test du coefficient de corrélation) sont faites d'après SOKAL & ROHLF (1981). Les moyennes sont données dans le texte avec leur erreur standard.

RÉSULTATS

Influence des conditions de jeûne sur les paramètres étudiés.– Des analyses de variance à deux facteurs (température de jeûne et sexe des individus) sont effectuées sur les valeurs du PAC, de la teneur en eau et de la teneur en graisse transformées en logarithmes (TAB. I). Elles montrent que le PAC mesuré après le jeûne est totalement indépendant de la température de jeûne dans les deux sexes ($P = 0,73$) ; la moyenne est de -16,9 °C pour les mâles comme pour les femelles, à 5 °C comme à 15 °C. Au contraire, les teneurs en eau et en graisse apparaissent dépendantes de la température. La teneur en eau, toujours plus élevée chez les mâles que chez les femelles ($P < 0,05$), est plus élevée après le jeûne à 15 °C qu'à 5 °C dans les deux sexes ($P < 0,05$). La teneur en graisse, qui ne diffère pas significativement selon le sexe, est plus faible après le jeûne à 15 °C qu'à 5 °C ($P < 0,05$).

Comparaison des paramètres dans la nature et après le jeûne.– Les distributions de fréquence du PAC dans l'échantillon issu du terrain et dans l'échantillon ayant jeûné au laboratoire sont données dans le Tableau II. Dans la population naturelle, les mâles présentent une distribution

TABLEAU I – Tableaux d'analyse de variance du point d'abaissement cryoscopique [log (−PAC)], de la teneur en eau (log TE) et de la teneur en graisse (log TG) des *Polyzonium germanicum* mâles et femelles ayant jeûné à deux températures différentes.

Two-way analyses of variance on the supercooling point [log (−PAC)], relative water content (log TE) and relative fat content (log TG) of male and female Polyzonium germanicum *starved at two different temperatures.*

Variable : log (-PAC) **Source**	**d.d.l.**	**Carré moyen**	**test-F**	**Probabilité**
Température	1	0,001	0,117	0,73
Sexe	1	$4.\ 10^{-4}$	0,048	0,83
Interaction	1	$2.\ 10^{-4}$	0,029	0,87
Erreur	32	0,008		
Variable : log TE **Source**	**d.d.l.**	**Carré moyen**	**test-F**	**Probabilité**
Température	1	0,011	7,252	0,01
Sexe	1	0,008	5,303	0,03
Interaction	1	0,002	1,204	0,28
Erreur	32	0,002		
Variable : log TG **Source**	**d.d.l.**	**Carré moyen**	**test-F**	**Probabilité**
Température	1	0,038	5,338	0,03
Sexe	1	0,009	1,281	0,27
Interaction	1	$8\ 10^{-7}$	10^{-4}	0,99
Erreur	32	0,007		

TABLEAU II – Comparaison des distributions de fréquences relatives du point d'abaissement cryoscopique (PAC) de *Polyzonium germanicum* dans un échantillon issu du terrain (48 mâles ; 57 femelles) et dans un échantillon ayant jeûné 2 mois au laboratoire (17 mâles ; 19 femelles).

Relative frequency distributions of the supercooling points (PAC) of Polyzonium germanicum *specimens collected in the field in winter (48 males; 57 females) or starved in the laboratory for 2 months (17 males; 19 females).*

PAC (°C) des mâles :	**[-25 à -20[**	**[-20 à -15[**	**[-15 à -10[**	**[-10 à -5[**	**[-5 à 0[**
Terrain (%) :	8,3	37,5	14,6	37,5	2,1
Jeûne (%) :	11,8	76,4	11,8	0	0
PAC (°C) des femelles :	**[-25 à -20[**	**[-20 à -15[**	**[-15 à -10[**	**[-10 à -5[**	**[-5 à 0[**
Terrain (%) :	0	12,3	26,3	57,9	3,5
Jeûne (%) :	15,8	78,9	0	5,3	0

bimodale, avec un premier mode entre -5 et -10 °C et un second entre -15 et -20 °C (PAC moyen : -13,4 ± 0,8 °C). Les femelles ne présentent qu'un seul mode entre -5 et -10 °C (PAC moyen : -9,8 ± 0,5 °C). Après le jeûne, les deux sexes présentent un mode très marqué entre -15 et -20 °C et la même valeur moyenne (-16,9 ± 0,7 °C). Il y a donc une baisse importante du PAC qui, d'après le test-U, est significative chez les mâles ($P < 0,05$) et très hautement significative chez les femelles ($P < 0,001$). Chez ces dernières, le test-t peut aussi être utilisé car les deux distributions sont pratiquement unimodales ; il confirme que la baisse du PAC moyen après le jeûne est très hautement significative ($t = 7,01$; 74 d.d.l. ; $P < 0,001$).

Parallèlement à la baisse du PAC, les modifications des teneurs sont les suivantes :

• La teneur en eau est plus élevée dans les échantillons ayant jeûné au laboratoire. La teneur moyenne qui est de 151 ± 2 % chez les mâles de la population naturelle, passe à 155 ± 2 % après le jeûne à 5 °C et à 176 ± 10 % après le jeûne à 15 °C. Chez les femelles, la teneur moyenne qui est de 143 ± 2 % dans la population naturelle, passe à 150 ± 5 % après le jeûne à 5 °C et à 157 ± 5 % après le jeûne à 15 °C.

• La teneur en graisse est plus faible dans les échantillons ayant jeûné au laboratoire. La teneur moyenne, qui est de 50,3 ± 0,8 % dans la population naturelle, passe à

41,9 ± 1,6 % après le jeûne à 5 °C et à 36,8 ± 1,6 % après le jeûne à 15 °C.

Relations entre les paramètres. - Dans l'échantillon issu du terrain, il n'y a pas de corrélation significative entre le PAC des individus et leur teneur en eau (r = 0,27 pour 46 d.d.l. chez les mâles ; r = 0,22 pour 55 d.d.l. chez les femelles) ou leur teneur en graisse (r = -0,16 pour 46 d.d.l. chez les mâles ; r = 0,06 pour 55 d.d.l. chez les femelles).

Dans les échantillons ayant jeûné au laboratoire, il y a une corrélation négative significative entre le PAC et la teneur en graisse des mâles (r = -0,52 pour 15 d.d.l. ; P < 0,05). Les autres coefficients de corrélation ne sont pas significativement différents de zéro.

DISCUSSION

1.– Les échantillons gardés au laboratoire se distinguent de la population naturelle par au moins trois facteurs environnementaux : l'accès à la nourriture, les conditions de température et les conditions d'éclairement. Nous admettrons — sur la base de résultats obtenus chez un Acarien du sol par YOUNG & BLOCK (1980) – que la suppression de la photophase hivernale n'est pas de nature à modifier les paramètres étudiés. Les modifications du PAC observées au laboratoire peuvent donc être imputées au jeûne proprement dit, puisque ce paramètre s'avère indépendant de la température de jeûne chez *P. germanicum*. En revanche, les modifications des teneurs en eau et en graisse peuvent dépendre à la fois du jeûne et de la température, et l'influence respective de ces deux facteurs ne pourra être distinguée que par des études ultérieures

2.– Du point de vue de la biologie de *P. germanicum*, la baisse importante du PAC observée après le jeûne forcé suggère que la population naturelle ne jeûne pas spontanément pendant l'hiver – du moins dans les conditions de 1990-91 et 1991-92. Plus exactement, les données du Tableau II suggèrent que la plupart des femelles ne jeûnent pas dans la nature et conservent des PAC élevés, alors qu'un pourcentage important de mâles jeûnent et présentent des PAC équivalents à ceux d'individus privés de nourriture. Cette différence de comportement entre les sexes est confirmée par d'autres résultats qui montrent que les femelles conservent mieux leur masse de graisse que les mâles pendant la saison froide (DAVID & VANNIER, 1995). Si le comportement des femelles est lié au fait que la maturation des ovocytes commence en hiver (COURET & DAVID, 1985), il est possible qu'il y ait une relation négative entre survie hivernale et reproduction printanière. Les femelles qui se nourrissent en hiver garantiraient leur capacité de reproduction ultérieure mais courraient des risques en cas de chute brutale de la température du fait de leur PAC plus élevé. DAVID & COURET (1985) ont effectivement observé que le sex-ratio de *P. germanicum* se modifie significativement en faveur des mâles chez les plus grands adultes.

3.– Les résultats ont également une signification écophysiologique. Beaucoup d'auteurs ont soutenu à la suite de SALT (1961) que le tube digestif est le principal site de nucléation de la glace chez les Arthropodes intolérants à la congélation, mais ce point de vue a été contesté, notamment par BAUST & ROJAS (1985), sur la base des arguments suivants : a) certaines espèces n'abaissent pas leur PAC lorsqu'on les fait jeûner, ce qui peut être éventuellement lié à la présence d'agents nucléants ailleurs que dans le tube digestif ; b) la consommation d'eau élève le PAC de certaines espèces (cf. CANNON & BLOCK, 1988), ce qui suggère que la déshydratation peut être essentielle à la baisse du PAC. Chez *P. germanicum*, le jeûne en présence d'eau a eu pour effet une baisse importante du PAC. Si l'on admet que le jeûne prolongé s'est traduit par une évacuation de la plus grande partie des éléments normalement ingérés par l'espèce – liquides organiques, fragments microscopiques de champignons, bactéries (COURET, 1985) – la théorie de SALT fournit l'interprétation la plus simple conforme à nos résultats.

Une observation importante est que, indépendamment de l'origine réelle des modifications de la teneur en eau pendant le jeûne, il y a eu simultanément augmentation de cette teneur et baisse du PAC. On peut donc en conclure que, chez *P. germanicum*, une faible teneur en eau n'est pas une condition nécessaire à l'abaissement du PAC. L'indépendance de ces paramètres est confirmée par l'absence de corrélation significative entre la teneur en eau et le PAC des individus, aussi bien dans l'échantillon issu du terrain que dans celui ayant jeûné.

Il y a en revanche une corrélation négative significative entre le PAC des mâles ayant jeûné et leur teneur en graisse. Le fait que cette relation n'apparaisse pas dans la population naturelle confirme indirectement que le PAC dépend avant tout de l'état de remplissage du tube digestif. La teneur en graisse des individus n'expliquerait en fait que la variation résiduelle du PAC après que le tube digestif ait été vidé pendant le jeûne. Une étude plus poussée est cependant nécessaire pour expliquer pourquoi la même relation n'apparaît pas chez les femelles.

BIBLIOGRAPHIE

BAUST, J. G. & ROJAS, R. R., 1985.— Review. Insect cold hardiness : facts and fancy. *J. Insect. Physiol.*, 31 : 755-759.

BLOCK, W. & ZETTEL, J., 1980.— Cold-hardiness of some alpine Collembola. *Ecol. Entomol.*, 5 : 1-9.

BOCOCK, K. L. & HEATH, J., 1967.— Feeding activity of the millipede *Glomeris marginata* (Villers) in relation to its vertical distribution in the soil. *In :* GRAFF, O. & SATCHELL, J. E. (eds), *Progress in soil biology*. North-Holland, Amsterdam : 233-240.

CANNON, R. J. C. & BLOCK, W., 1988 — Cold tolerance of microarthropods. *Biol. Rev.*, 63 : 23-77.

CHAUVIN, G. & VANNIER, G , 1988.— Résistance au froid et réplétion du tube digestif chez *Allacma fusca* (Collembola, Symphypleona) et *Tinea pellionella* (Lepidoptera, Tineidae). *Bull. Soc. zool. Fr,* 114 : 111-118.

COURET, T., 1985.— *Recherches sur la biologie et l'écologie de deux populations de Diplopodes en forêt d'Orléans :* Polyzonium germanicum *Brandt, 1831 et* Polydesmus angustus *Latzel, 1884.* Thèse, Université d'Orléans : 144 p

COURET, T. & DAVID, J.-F., 1985 — Recherche des stades de maturité sexuelle chez le myriapode *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831 (Diplopoda, Polyzoniida). *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 22 : 247-258.

DAVID, J.-F., 1995.— Seasonal abundance of millipedes in a Mediterranean oak forest (Southern France). *Isr J Zool* , 41 (sous presse).

DAVID, J.-F. & COURET, T., 1985.— Le cycle biologique du Diplopode *Polyzonium germanicum* Brandt, 1831 (Polyzoniida). *Rev. Ecol. Biol. Sol,* 22 : 367-380

DAVID, J.-F & VANNIER, G., 1995 — Seasonal field analyses of water and fat content in the long-lived millipede *Polyzonium germanicum* (Diplopoda, Polyzoniidae). *J. Zool. (Lond.),* (sous presse).

DAVIS, R. C., HASSALL, M. & SUTTON, S. L., 1977.— The vertical distribution of Isopods and Diplopods in a dune grassland. *Pedobiologia,* 17 : 320-329.

GEOFFROY, J.-J., 1985.— Les Diplopodes d'un écosystème forestier tempéré ; répartition spatio-temporelle des populations. *Bydr. Dierkd.*, 55 : 78-87.

SALT, R. W , 1961.— Principles of insect cold-hardiness. *Annu. Rev. Entomol.*, 6 : 55-74.

SALT, R. W., 1966.— Effect of cooling rate on the freezing temperatures of supercooled insects. *Can. J. Zool*, 44 : 655-659.

SOKAL, R. R. & ROHLF, F. J., 1981.— *Biometry.* Freeman, New-York : 859 p.

SØMME, L. & CONRADI-LARSEN, E.-M., 1977 — Cold-hardiness of collembolans and oribatid mites from windswept mountain ridges. *Oikos,* 29 : 118-126.

VANNIER, G., 1970 — *Réactions des microarthropodes aux variations de l'état hydrique du sol.* CNRS, Paris : 319 p.

VANNIER, G., 1994.— The thermobiological limits of some freezing intolerant insects the supercooling and thermostupor points. *Acta Oecol.*, 15 : 31-42.

YOUNG, S. R. & BLOCK, W., 1980.— Experimental studies on the cold tolerance of *Alaskozetes antarcticus. J. Insect Physiol.,* 26 : 189-200

ENGLISH ABRIDGED VERSION

The supercooling points (SCPs) of overwintering specimens of *Polyzonium germanicum* were measured, and the relationships between SCP and individual water content and fat content were investigated. The aim of the study was to compare the results obtained from a field sample and from a sample starved for 2 months in the laboratory, in order to know whether variation in SCP among individuals could result from differences in feeding status, as occurs in other arthropods.

Millipedes belonging to the stadia V to XIII were collected in the Forest of Orleans (France) during the winters of 1990-91 and 1991-92. The field sample included 48 males and 57 females collected from December to March, kept on moist filter paper (100 % R. H.) at 5 °C and processed within 2 days of collection The sample subjected to starvation was collected in December, kept on moist filter paper in the dark either at 5 °C (11 males; 8 females) or at 15 °C (6 males; 11 females), then processed after 2 months. The range of body size was similar in both samples

SCP was determined by cooling specimens at the standard rate of 1 °C/min and recording the exotherm produced at SCP with the help of a nickel-chromium thermocouple. Fresh weight, dry weight and defatted dry weight (after soaking in chloroform-methanol 2 :1 v/v for two weeks) were determined for each specimen Relative water content and fat content were expressed as percentages of defatted dry weight.

Two-way analyses of variance were carried out on log-transformed data to test the influence of temperature and sex on SCP, water content and fat content after starvation (Table I). They show that, in both sexes, the SCP of starved animals was independent of the temperature during starvation ($P > 0.73$). In contrast, water content and fat content were significantly temperature-dependent ($P < 0.05$). Hence, changes in SCP recorded in the laboratory can be ascribed to starvation proper, but not changes in water content and fat content.

The relative frequency distributions of SCPs in the field sample and in the starved sample can be compared in Table II. In the field, males exhibited a bimodal distribution, with a mode between -5 and - 10 °C and another between -15 and -20 °C (sample mean: -13.4 ± 0.8 °C); in contrast, females showed a single mode between -5 and -10 °C (sample mean: -9.8 ± 0.5 °C). After starvation, the average SCP was depressed at the same level in both sexes, -16.9 ± 0.7 °C. Mann-Whitney U-tests show that the difference is significant in males ($P < 0.05$) and very highly significant in females ($P < 0.001$). Simultaneously, the water content of starved animals increased and their fat content decreased in comparison with the field, particularly at 15 °C.

From the biological viewpoint, the results given in Table II suggest that a substantial proportion of overwintering males show spontaneous fasting in the field (with SCPs equivalent to those of starved individuals), in contrast with females, the great majority of which go on feeding and exhibit higher SCPs than starved individuals. Hence, males are better protected from freezing than females. As oocytes start developing in winter, there may be a trade-off between female survival and reproduction Females feeding in winter may enhance their reproductive success in spring, but they may also run risks in case of drop in temperature.

From the ecophysiological viewpoint, the simplest interpretation of the results is that starvation resulted in SCP figures markedly lower than in the field because, after 2 months, the gut was voided of food particles and bacteria that could act as sites of nucleation. This is consistent with Salt's theory which identifies the gut content as the main source of ice nucleators in freezing-intolerant arthropods The increase in water content occurring concurrently with the decrease in SCP shows that dehydration is not a prerequisite for SCP being depressed in millipedes. In addition, there was no significant correlation between individual water content and SCP, either in the field sample or in the sample starved in the laboratory. On the other hand, there was a significant negative correlation between individual fat content and SCP, but only in males subjected to starvation ($r = -0.52$; 15 d.f.; $P < 0.05$). Fat content may thus explain residual variation in SCP among individuals when the gut is voided of ice nucleating agents.

Ecologie, t. 25 (4) 1994 : 251-260

IMPACT DU MORCELLEMENT FORESTIER DANS LE VIGNOBLE MÉDITERRANÉEN SUR LES MICROARTHROPODES DU SOL*

Stéphane GROSJEAN & Nicole POINSOT-BALAGUER

Laboratoire de Biosystématique et Ecologie Méditerranéenne- UA 1152-
Faculté des Sciences et Techniques de St. Jérôme- Boite 421 bis- 13397 Marseille cedex 20

SUMMARY
(original scientific paper)

IMPACT OF WOODLAND FRAGMENTATION ON SOIL MICROARTHROPODS IN MEDITERRANEAN VINEYARD
Mass loss and mesofauna densities of cork oak litter (Quercus suber) *have been studied in three wood islets of various shape and size and in a control forest site, settled in a vineyard area.*
Two groups of sites were identified. The first included the two smaller sites, the second the biggest and sloped station and the control station which was also strongly sloped.
Mass loss differences between the two groups was chiefly due to anthropogenic disturbances. The abundance of soil mesofauna was not correlated with mass loss
The key factor explaining density and diversity of litter microarthropods fauna is the maturation stage of the vegetation and not the morphology and size of the islet.

KEY WORDS : Cork oak - Microarthropods - Canopy fragmentation - Litter decay.

RÉSUMÉ
(travail original)

La perte de masse de la litière par décomposition et les effectifs de la mésofaune de la litière de chêne-liège (Quercus suber) *de trois îlots boisés de forme et de dimension variable et d'une station témoin forestière, situés en zone de culture viticole, ont été comparés à l'aide de la méthode des sacs de litière remplis de feuilles de chêne-liège.*
Deux lots se distinguent, l'un avec les stations les plus petites, l'autre avec la station la plus grande et en pente et la station témoin elle aussi fortement pentue
La différence de perte de masse de la litière entre les deux lots de stations (mis en évidence par le test U Mann-Whitney) est en relation avec les perturbations anthropiques auxquelles sont soumis les isolats. La faune du sol est faiblement corrélée avec les pertes de masse de la litière
Le morcellement forestier, ainsi que la morphologie et la taille de l'îlot n'entraînent pas forcément une diminution de la densité et de la diversité des populations microarthropodiennes de la litière (cas d'une station). L'état de stabilité du couvert végétal apparaît comme un facteur déterminant dans le bon fonctionnement des communautés microarthropodiennes.

MOTS CLÉS : Chêne liège - Microarthropodes - Fragmentation du couvert forestier - Décomposition de la litière.

INTRODUCTION

En zone viticole, les isolats boisés sont soumis à des perturbations anthropiques liées aux pratiques agricoles, à savoir : herbicides, engrais, traitements sanitaires. Certains d'entre eux sont, de plus, soumis à des pressions physiques telles que le débroussaillement et le piétinement.

Leur taille et leur morphologie différentes vont probablement avoir des répercussions sur les facteurs biotiques et abiotiques qui vont eux-mêmes à leur tour influencer les peuplements animaux et végétaux dont la richesse spécifique peut varier en conséquence.

Le but de cette étude est de mesurer l'effet du morcellement forestier sur les populations microarthropodiennes du sol au cœur de zones de culture viticole, en région méditerranéenne.

* Manuscrit reçu le 22 novembre 1994 ; version révisée acceptée pour publication le 27 février 1995

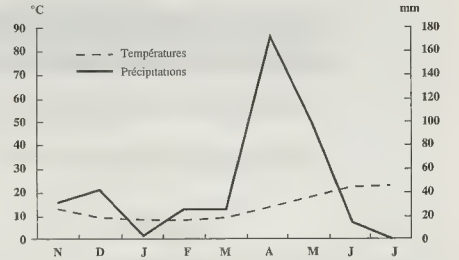


Fig. 1. - Diagramme ombrothermique (novembre 1992-juillet 1993) de la station météorologique de Cuers (Var).

Climate diagram (November 1992-July 1993) in Cuers meteorological station (Var).

STATIONS D'ÉTUDES

Les sites d'étude sont des chênaies liège situées dans la terminaison occidentale du Massif des Maures, sur la commune de Pierrefeu-du-Var (à 30 km au nord est de Toulon). Le sol est un sol brun, de texture argileuse, sur roche-mère siliceuse.

Les critères de choix des stations, disposées linéairement le long du Vallon de Maraval, sont :

- Proximité des isolats entre eux et avec la station témoin de manière à avoir une unité mésoclimatique et édaphique.
- Proximité immédiate avec des champs de vigne.
- Existence d'une unité structurale au niveau de la strate arborée qui doit contenir des chênes-liège.
- Diversification des isolats au point de vue de leur dimension et de leur forme.

*STATION A :

L'îlot de « La Tuilière ». Il se présente comme une entité linéaire de 225 m de long sur 12,5 à 31 m de large (soit environ 5850 m²) et de faible pente (de 0 à 5 %). Cet isolat est délimité au sud par la route du Vallon de Maraval, tandis qu'au nord se rencontre un champ de vignes. Malgré sa situation à proximité du hameau de La Tuilière et en bordure de la route, sa structure apparaît assez peu dégradée (aucune exploitation récente n'est visible). Les essences dominantes *(Quercus ilex, Quercus suber* et *Pinus halepensis)* ont un recouvrement assez important (40 à 70 %).

* STATION B :

« Le Collet de la Basse » est la plus orientale des stations. Cet îlot présente une structure linéaire de 280 m de long pour une largeur variant de 15 à 30 m (soit environ 6160 m²) et une pente de 25 à 30 %, d'exposition sud. Il est enserré de toutes parts par le vignoble mais semble avoir atteint un certain degré de maturation, avec une dominance de *Quercus suber.* Dans ce bosquet touffu, très difficile à pénétrer en raison d'une strate arbustive relativement développée et composée en majeure partie de bruyère (aucune exploitation récente n'est visible), on ne rencontre ni *Pinus halepensis,* ni *Quercus ilex*

* STATION C

« Les Davids Bas », présente une structure moins linéaire que les deux précédentes, de 154 m de long sur 10,5 à 65 m de large (soit une surface d'environ 4774 m²) et une pente de 15 %, d'exposition est. Il se situe en contrebas d'un champ de vigne en friche (couvert par une importante strate herbacée) et à proximité immédiate d'un vignoble fonctionnel. Cet îlot abrite un peuplement mixte *(Quercus suber, Quercus pubescens, Quercus ilex* et *Pinus halepensis)* relativement dense (60 à 80 % de recouvrement arborescent). Les échantillons sont situés à la périphérie de l' îlot.

La pression humaine se fait sentir par le dépôt de carcasses de voitures et de bois mort.

*** STATION TÉMOIN**

Le « Tocotambour » a été choisi comme témoin T. C'est en fait une des digitalisations terminales de la forêt des Maures elle-même. La placette sélectionnée pour les échantillonnages est d'exposition nord, pourvue d'une pente de 35 à 40 %. Le champ de vigne est situé au bas de la pente. L'exposition du site se fait ressentir sur la végétation qui comprend beaucoup de fougères, de bruyères ainsi que de mousses et de lichens, au sol et sur les arbres. La strate arborée est composée en majeure partie de *Quercus suber*

Le diagramme ombrothermique, couvrant la durée de l'étude, est représentatif du climat méditerranéen qui se caractérise par deux saisons pluvieuses (printemps, fin de l'automne) encadrant un été sec et chaud induisant un déficit hydrique dans le sol très important. Durant cette période on a noté aussi une sécheresse hivernale en janvier (FIG 1).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

La technique utilisée est la méthode des sacs de litière (CROSSLEY & HOGLUND, 1962). Les sacs d'un dm de côté, de mailles de 4 mm, contiennent 5 g de feuilles de chênes-liège récoltées au sol un mois avant leur dépôt (en novembre 1992) dans la station témoin T, lavées puis séchées à 50°C pendant 24 heures.

Les sacs de litière ont été déposés le 22 décembre 1992 et l'échantillonnage a été effectué avec une périodicité approximative de 38 jours (variation due à des problèmes techniques) sauf pour le dernier dont la période a été ramenée à 13 jours. Six relevés ont été effectués à raison de 6 échantillons prélevés par station à chaque fois, soit 144 échantillons en tout. L'expérience a été menée pendant une durée de 7 mois.

Ces sacs, posés à même la litière d'origine sous des chênes-liège sont recouverts progressivement par la litière de l'année. La faune du sol ayant colonisé les sacs de litière est extraite par voie sèche, grâce à l'appareil de Berlèse. Une fois la faune récupérée, les sacs sont séchés à 50°C pendant 24 h et pesés.

La perte de masse est exprimée en pourcentage

Les pertes de masses dans les quatre stations sont comparées à l'aide du test U (Mann-Whitney). Cette comparaison est une comparaison deux à deux (valeur critique de U au seuil α de 5 %).

Tous les groupes ont été pris en compte, avec un intérêt particulier pour les Microarthropodes au niveau des peuplements de Collemboles, Acariens Oribates et autres Acariens. Les autres groupes sont classés dans la catégorie « autres arthropodes ». Les peuplements de microarthropodes ont aussi été comparés à l'aide du test U (Mann-Withney). Les Collemboles ont été déterminés au niveau spécifique. La plupart des espèces déterminées ont été trouvées par POINSOT-BALAGUER et KABAKIBI (1987) lors d'une étude dans des stations de chêne-liège et chêne vert du massif des Maures, en particulier *Coloburella zangherii*, dont les auteurs précités attirent l'attention sur la « *densité tout à fait remarquable de cette espèce dans tous les prélèvements... fait de cette espèce la caractéristique des Maures* », observation vérifiée dans la présente étude.

La diversité spécifique des peuplements de Collemboles a été estimée par l'indice de diversité spécifique de Shannon et Weaver défini par

$$Ish = - (ni/N) \log^2 (ni/N)$$

ni est le nombre d'individus de l'espèce i et N le nombre total d'individus.

RÉSULTATS

ÉVOLUTION DE LA PERTE DE MASSE

A la fin du printemps, il y a séparation en deux lots, le premier composé des stations A et C montre un ralentissement significatif de la décomposition par rapport au second, composé de la station B et de la station témoin (FIG. 2). La comparaison des deux lots révèle que la perte de masse est significativement inférieure dans le lot A+C à celle du lot B+T (TAB I)

RÉPONSE GLOBALE DES POPULATIONS DE MICROARTHROPODES

Les effectifs de tous les groupes sont supérieurs dans la station B à ceux des autres stations, la station C ayant les plus faibles effectifs (TAB. II)

En pourcentage, dans la station A les « autres Acariens » sont dominants, tandis que dans les stations B et T ce sont les Oribates ; les Collemboles sont toujours les moins nombreux, quelle que soit la station considérée (FIG. 3).

TABLEAU I.– Comparaison deux à deux des pertes de masse des feuilles de la litière dans les quatre stations (test U Mann-Whitney). Seuil $\alpha = 10$ %

Paired comparison of leaf litter mass loss in the four sites (Mann-Whitney U test). Risk α at 10 %.

A/B	A/ C	A/T	B/C	B/T	C/T	A+C/B+T
A>B p = 0,08	A = C	A = T	B = C	B = T	C = T	A+C<B+T p = 0.02

Les coefficients de corrélation entre la perte de masse de la litière et le nombre moyen total de microarthropodes ont été calculés dans chaque station. Dans les quatre cas la corrélation est faible (station A, r = 0,232 ; station B, r = 0,327 ; station C, r = 0,292 ; station témoin, r = 0,274).

Les populations des grands groupes de microarthropodes de chaque station ont été comparées deux à deux (Tab. III, IV, V). Seule la station A montre des similitudes avec chacune des autres stations pour tous les groupes. Elle n'est pas significativement différente des stations C et T dans le cas des populations d'Oribates (où elle apparaît comme un intermédiaire entre ces deux stations qui sont significativement différentes entre elles), de la station B dans le cas des populations des « autres Acariens » et de la station témoin dans celui des populations de Collemboles. Dans le cas des « autres Acariens », deux lots distincts sont mis en évidence : A+B et C+T

Tableau II - Abondance des Microarthropodes dans les quatre stations.
D.S = Ecart type (nombre moyen d'individus pour 30 g de feuilles pesées au début de l'expérience).
E.S = Erreur standard (nombre moyen d'individus pour 30 g de feuilles pesées au début de l'expérience).

Microarthropod densities in the four sites S.D = Standard deviation (density of microarthropods for 30 g of leaf litter weighed initially)
E.S = Standard error density of Microarthropods for 30 g of leaf litter weighed initially).

	Station A			Station B			Station C			Station T		
	Moyenne	D S	E S	Moyenne	D S	E S	Moyenne	D S	E S	Moyenne	D S	E D
Acariens Oribates	126,1	55,7	66,1	767,5	329,2	134,4	72,5	24,4	9,9	157,1	35,1	14,3
Autres Acariens	326,6	55,7	39,4	405,6	82,7	33,7	64,8	30,2	12,3	108,3	18,8	7,6
Collemboles	89,2	78,2	31,9	167,8	110,4	45	28,1	16,6	6,7	79,8	30,1	12,3
Autres Arthropodes	89,1	24,7	10	96,3	30,4	12	36,5	30,4	12	23,9	6	2,4
Total	631	51,2	20,6	1440,6	300,3	122,6	201,8	45	18,3	370,2	35,6	14,5

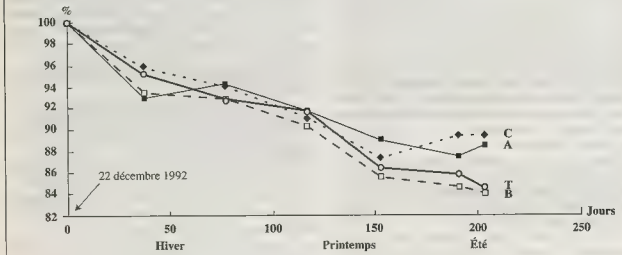


Fig. 2.– Evolution de la masse de litière restant dans les sacs (en % de la masse initiale) dans les quatre stations (trois stations-tests et station témoin).

Change in mass of leaf litter enclosed in litter bags, expressed as a percentage of the initial mass in the four sites (three test-sites and the control).

Tableau III – Comparaison deux à deux des populations d'Acariens Oribates dans les quatre stations (test U Mann-Whitney)
Paired comparisons of Oribatid densities between the four sites (Mann-Whitney U test)

A/B	A/C	A/T	B/C	B/T	C/T
B>A	A = C	A < T	B > C	B > T	C < T
p = 0,0001		p = 0,07	p = 0,0001	p = 0,0008	p = 0,0011

Tableau IV.– Comparaison deux à deux des populations d'« autres Acariens » dans les quatre stations (test U Mann-Whitney).
Paired comparisons of « other mites » between the four sites (Mann-Whitney U test).

A/B	A/C	A/T	B/C	B/T	C/T
A = B	A > C	A >T	B > C	B > T	C > T
	p = 0,0015	p = 0,047	p = 0,0001	p = 0,0008	p = 0,0603

Tableau V.– Comparaison deux à deux des populations de Collemboles dans les quatre stations (test U Mann-Whitney)
Paired comparisons of Collembola between the four sites (Mann-Whitney U test).

A/B	A/C	A/T	B/C	B/T	C/T
B > A	A > C	A = T	B > C	B > T	C < T
p = 0,0006	p = 0,0001		p = 0,0001	p = 0,0001	p = 0,0005

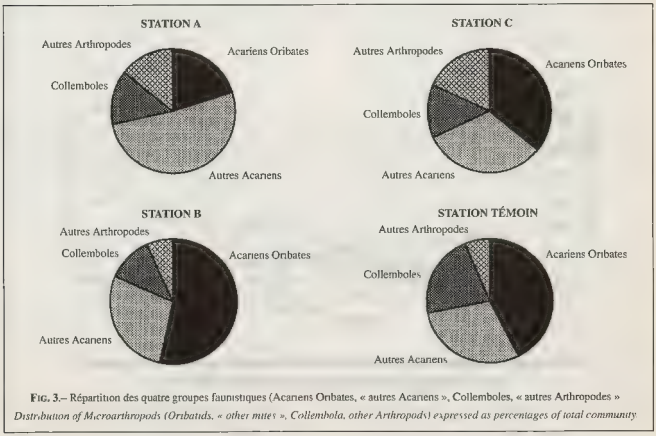


Fig. 3.– Répartition des quatre groupes faunistiques (Acariens Oribates, « autres Acariens », Collemboles, « autres Arthropodes »
Distribution of Microarthropods (Oribatids, « other mites », Collembola, other Arthropods) expressed as percentages of total community

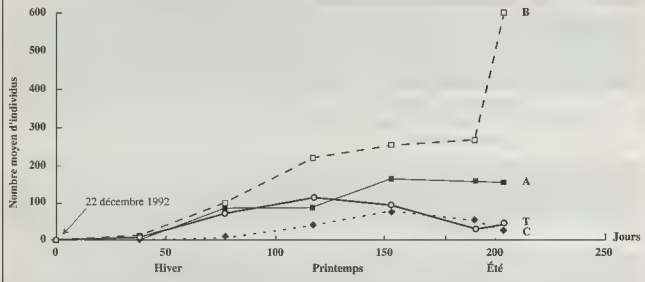


FIG. 4.– Evolution du nombre moyen de Microarthropodes dans chaque station pendant la durée de l'expérience.
Changes in mesofaunal densities during the study period in the four sites.

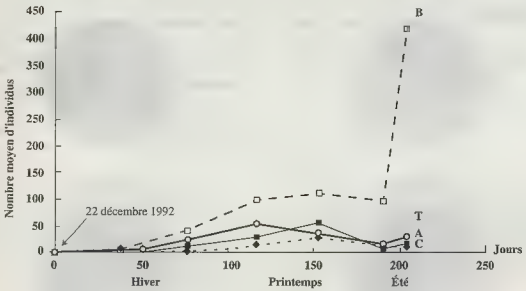


FIG. 5.- Evolution du nombre moyen d'Acariens Oribates dans chaque station pendant la durée de l'expérience.
Changes in Oribatid mite densities during the study period in the four sites

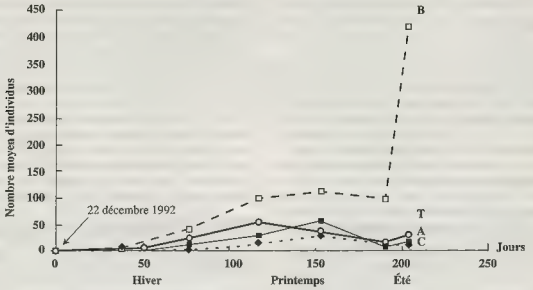


FIG. 6.– Evolution du nombre moyen d'« autres Acariens » dans chaque station pendant la durée de l'expérience.
Changes in « other mite » densities during the study period in the four sites.

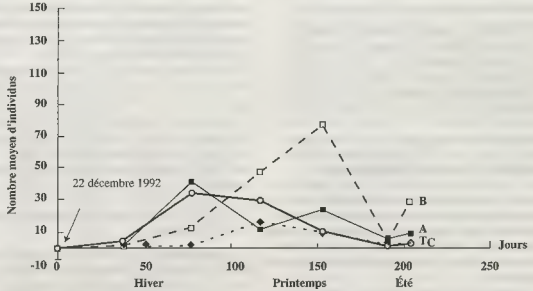


FIG. 7.– Evolution du nombre moyen de Collemboles dans chaque station pendant la durée de l'expérience.
Changes in Collembola densities during the study period in the four sites.

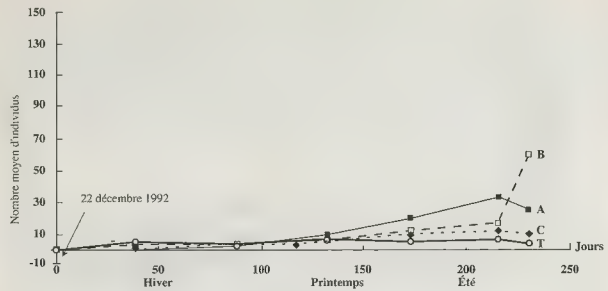


FIG. 8. - Evolution du nombre moyen d'« autres Arthropodes » dans chaque station pendant la durée de l'expénence

Change in « other Arthropod » densities during the study period in the four sites.

Les résultats obtenus peuvent se résumer ainsi :

- Pour les Oribates : station B > station T > station C et station A = station T ; station A = station C
- Pour les « autres Acariens » :

station B = station A > station T > station C

- Pour les Collemboles : station B > station T = station A > station C

VARIATIONS SAISONNIÈRES DES GROUPES : ACARIENS ORIBATES, « AUTRES ACARIENS », COLLEMBOLES ET « AUTRES ARTHROPODES »

Le nombre moyen de microarthropodes (FIG. 4) montre un pic au printemps, suivi d'une diminution en été, dans les stations T et C, alors que les stations A et B ne montrent pas cet infléchissement estival, surtout la station B qui montre des effectifs très importants lors du dernier prélèvement estival.

Les populations d'Acariens Oribates (FIG. 5) montrent un pic printanier suivi d'une chute estivale, dans toutes les stations, sauf dans la station B dont les effectifs augmentent brutalement à partir du 191ème jour pour atteindre une valeur dix fois supérieure aux autres stations en fin d'expérimentation, ce qui est à l'origine du pic observé sur la figure 4.

Les populations des « autres Acariens » (FIG. 6) augmentent au printemps puis baissent au début de l'été dans la station C et la station témoin. Les stations A et B voient leurs effectifs maximaux en été.

Les Collemboles (FIG. 7) ont des effectifs maximaux en hiver dans les stations A et T, au printemps dans les stations B et C.

Les « autres Arthropodes » (FIG. 8) connaissent une croissance progressive de leurs populations jusqu'au 191ème jour, date à partir de laquelle les valeurs diminuent, sauf pour la station B, qui connait une explosion démographique.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE DES PEUPLEMENTS DE COLLEMBOLES

Globalement, sur l'ensemble du temps d'expérimentation (FIG. 9), la station B est la plus diversifiée, puis la station A, suivie de la station témoin, alors que la station C est la plus pauvre en espèces.

DISCUSSION

La décomposition de la litière de chêne-liège est fonction de la qualité des feuilles et des paramètres environne-

mentaux. Comme chez toutes les espèces xérophylles, elle est lente du fait de la forte teneur en cutine (9 %), en lignine *per se* (9 %) et de la dureté des feuilles (1531kPa) (GALLARDO & MERINO, 1993) et de la présence de tannins (2,14 % de tannins condensés chez les feuilles fraîchement tombées, et 0,53 % de tannins hydrolysables) dont certains peuvent être toxiques pour les microarthropodes qui n'exercent pas alors leur rôle de décomposeurs (RACON *et al.*, 1988, POINSOT BALAGUER *et al.*, 1993).

Dans nos stations la décomposition est de 10 à 16 % au bout de 200 jours, valeurs voisines de celles trouvées par POINSOT BALAGUER & LIVRELLI (1994), dans la chênaie verte de l'île de Porquerolles distante de 100 km. RAPP (1969) a mesuré une perte de masse annuelle de 26 % dans une litière de chêne vert décomposée expérimentalement.

Le climat général ne peut expliquer la division des stations en deux lots. En effet, elles sont très proches les unes des autres. Par contre, il existe entre ces stations des différences microclimatiques induites par l'évolution de la végétation, l'impact de l'homme ou la topographie.

Le lot A + C, par la présence de pins, témoigne d'une ouverture récente du milieu. Dans ce lot de plus petite surperficie il y a apport d'aiguilles de pins, tombant d'arbres installés depuis cette ouverture. Ces aiguilles à cuticule épaisse, acides comme tous les conifères pauvres en substances hydrosolubles, sont difficiles à décomposer et ralentissent le phénomène de décomposition de la litière (MANGENOT & TOUTAIN, 1980). Par ailleurs, les perturbations dues à la fréquentation auxquelles sont soumises les stations A (présence de petits sentiers, une partie à proximité immédiate de la route sert d'aire de stationnement pour les véhicules) et C (dépot de bois) ont un effet négatif sur la dégradation de la litière. Le piétinement réduit en effet de façon notable celle-ci en sol forestier (DUGGALI, 1937, *in* BLANDIN *et al.*, 1981).

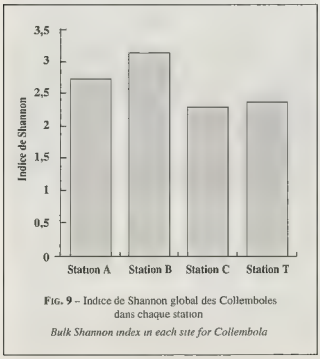


FIG. 9 – Indice de Shannon global des Collemboles dans chaque station
Bulk Shannon index in each site for Collembola

Dans les stations B et T qui sont les plus grandes, le milieu est plus touffu, plus fermé, le microclimat plus tamponné et l'humidité se maintient plus tard. Par ailleurs, la station B et la station T sont en pente, ce qui pourrait être un facteur déterminant une perte de masse plus rapide de la litière par un lessivage facilité.

Les microarthropodes colonisant les sacs de litière, répondent qualitativement et quantitativement aux conditions climatiques drastiques des régions méditerranéennes auxquelles se superposent celles imposées par les conditions environnementales locales, différentes selon les isolats

La colonisation relativement lente des sacs de litière est due à leur implantation à une date précédant une période de sécheresse hivernale. Toutefois, les précipitations automnales ont dû entraîner une décomposition rapide des feuilles avec libération des tannins toxiques pour la plupart des microarthropodes (POINSOT-BALAGUER *et al.*, 1993). Les microarthropodes ont trouvé la nourriture nécessaire à leur survie et leur reproduction dès que les conditions climatiques sont redevenues favorables. Deux cent dix jours après le début de l'expérience (en août), le nombre des microarthropodes va chuter dans les stations C et T et n'augmenter que dans la station B, augmentation due aux Oribates et aux « autres Acariens ».

Globalement, les trois groupes de microarthropodes rendent compte des variations environnementales. Les Collemboles, les plus sensibles aux écarts thermiques et au déficit hydrique, sont dans tous les cas minoritaires alors que les Oribates et les autres Acariens dominent. Il faut noter que les Oribates dont le régime alimentaire est plus strictement détritivore ou fongivore sont plus abondants dans les stations B et T où la perte de masse de la litière est la plus grande que dans les stations A et C, plus perturbées et plus petites.

La faible corrélation entre la perte de masse de la litière et la densité des microarthropodes suggère que les animaux du sol ne jouent pas un rôle direct dans la décomposition des feuilles de la litière. C'est ce qui a été observé dans le même type d'expériences dans une forêt de pins au Japon par TAKEDA (1988) et SEASTEDT *et al.* (1983) dans une chênaie du sud des Appalaches. Le problème concernant l'intervention des microarthropodes dans les premiers stades de décomposition reste ouvert (ARGYROPOULOU *et al.*, 1993).

Comme dans le cas de la perte de masse de la litière, ce n'est pas la condition d'isolat proprement dite qui influe sur les différences de populations microarthropodiennes, mais plutôt leur exposition aux perturbations (éclaircies dans le couvert végétal, piétinement) qui sont à l'origine des divergences des résultats.

La faible corrélation entre les populations microarthropodiennes et la décomposition de la litière quel que soit l'isolat considéré (r = 0,327) montre que la faune n'intervient que d'une façon indirecte dans cette décomposition. La morphologie, l'orientation, ainsi que la structure et la composition du couvert végétal, induisant des microclimats plus ou moins tamponnés, seraient des facteurs beaucoup plus influents dans ce processus de dégradation que la composition qualitative ou quantitative de la microfaune du sol.

REMERCIEMENTS

Cette recherche a été financée par le programme « Biodiversité » du Ministère de l'Environnement (1991-1994)

BIBLIOGRAPHIE

ARGYROPOULOU, M.D., ASIKIDIS M.D., IATROU G.D. & STAMOU G.P., 1993.– Colonization patterns of decomposition litter in a maquis ecosystem. *Eur J Soil Biol.*, 29 : 183-191

BLANDIN, P., GARAY, I., MOLFETAS, S & GEOFFROY, J.J., 1981.– Impact de la fréquentation humaine sur la faune du sol dans les forêts périurbaines. *Nature Actualités*, 28 : 12 19.

CROSSLEY, D.A.Jr. & HOGLUND, M.P, 1962.– A litter bag method for the study of microarthropods inhabiting leaf litter *Ecology*, 43 : 571-573.

GALLARDO, A & MERINO, J 1993.– Leaf litter decomposition in two mediterranean ecosystems of Southwest Spain : influence of substrate quality *Ecology*, 74 : 152-161.

MANGENOT, F. & TOUTAIN F., 1980.– *Les litières*. Gauthiers Villars éd : 1-59.

POINSOT-BALAGUER, N. & KABAKIBI, M., 1987. Contribution à l'étude des Collemboles des Maures (Var-France). *Ecologia Mediterranea*, XIII : 115 120

POINSOT BALAGUER, N & LIVRELLI, J.N., 1994.– Effects of forest undergrowth clearing on the decomposition of leaf litter and on nutrient evolution in the leaves of evergreen oak in mediterranean forest ecosystems (Porquerolles island, Provence-France). *In Functioning and Dynamics of natural and perturbed ecosystems*. 6th European Congress of Ecology LAVOISIER (eds) (sous presse)

POINSOT-BALAGUER, N., RACON, L., SADAKA, N. & LE PETIT, J., 1993 – Effects of tannin compounds on two species of collembolan *Eur. J. Soil Biol.*, 29 . 13-16.

RACON, L., SADAKA, N., GILL, G., LE PETIT, J., MATHERON, R., POINSOT-BALAGUER, N., SIGOILLOT, J.C. & WOLTZ P., 1988.– Changes of tannic compounds in evergreen oak's leaves Histological and chemical analyses. *Canad. J. Bot.*, 66 : 663-666

RAPP, M., 1969.– Production de litière et apport au sol d'éléments dans deux ecosystèmes méditerranéens . la forêt de *Quercus ilex* et la garrigue de *Quercus coccifera* L. *Œcologia*, 4 : 377-410.

SEASTEDT, T.R., CROSSLEY, D.A. Jr., MEENTEMEYER, V. & WAIDE, J.B., 1983 – A two year study of leaf litter decomposition as related to macroclimatic factors and microarthropod abundance in the southern Appalachians. *Holartic Ecology*, 6 : 11-16.

TAKEDA, H., 1988.– A 5 year study of pine needle litter decomposition in relation to mass loss and faunal abundances. *Pedobiologia*, 32 : 221 226.

ENGLISH ABRIDGED VERSION

We studied the densities of cork-oak litter mesofauna as well as the mass loss of leaf litter, in wood islets located within Mediterranean vineyard areas.

Samples were taken from three islets and one control site, all located in the Massif des Maures. The four sites were close to each other - so that soil and climate were kept constant - but different in shape and size.

The method used was litter bags of cork-oak *(Quercus suber)* leaf litter, in which mass loss was measured and microarthropods were counted

The evolution of mass loss gave evidence of two distinct groups, each composed of two sites. This division was independant from faunal composition, but was related to its degree of degradation by man and to the slope of the site. Actually, litter in the largest and steepest sites (test-site and B) was decaying at the higher rate, than the smallest and most disturbed sites (A and C). Those disturbances by man activities find expression in the degradation of vegetation : opening of the canopy, introduction of pine whose needle litter lower the pH and slow down the rate of decay.

Comparison of microarthropod populations in the different sites brought about important variations in the fauna composition The control site was neither the most populated nor the richest in diversity. Therefore fragmentation is not detrimental to biodiversity.

As regards Collembola, it appeared that the control site and B (belonging to the fast decaying group) have in common a regular increase of their Shannon index expressing some stability as well as the maturity of the organisation of the community, whereas sites A and C - undergoing wide variation of Shannon index - reveal more sensitivity to environmental changes. Morphology, orientation of islets as well as the state of development of shrub and tree layers with a more or less buffered microclimate, are the main factor governing organization and diversity of soil microarthropod communities

As in the case of litter mass loss, fragmentation in itself does not influence microarthropod communities, which, more probably, are sensitive to disturbances (gaps in the canopy, trampling).

RÉSUMÉS DE THÈSES

Castro MELENDEZ.– ***Étude écologique de bassins d'eau de mer de type « claires à huîtres » hébergeant expérimentalement différents systèmes d'élevages.*** **Thèse soutenue à Brest, Université de Bretagne Occidentale le 11 juillet 1994. Jury : T. GINSBURGER-VOGEL T., Président, Y. GRUET Rapporteur, A. LEROUX Rapporteur, M. GLÉMAREC et J.-M. ROBERT Examinateurs, Invité, SAURIAU P.-G.**

Un suivi écologique des bassins de polyélevage a été effectué à la station aquacole de Pen-Bron (LEP de Guérande) situé dans les marais guérandais sur les côtes de l'Ouest de la France. Sept bassins ont été utilisés: un ensemble de quatre (dont un témoin) alimentés directement par un étier; un deuxième ensemble constitué par les trois autres, alimentés après stagnation de l'eau dans une réserve d'environ 1 ha.

Les espèces mises en élevage sont la palourde *Ruditapes philippinarum*, l'huître plate *Ostrea edulis* et la crevette *Penaeus japonicus*. Plusieurs combinaisons différentes de polyélevage ont été expérimentées en 1990 et 1991.

Les paramètres physico-chimiques (pH, salinité, seston, azote minéral dissous, phosphates et silicates) et biologiques (chlorophylle a, phéopigments et protéines) ont été mesurés tous les deux cycles de marée de mars 1990 à octobre 1991, au début et à la fin du séjour de l'eau dans les bassins afin de déterminer l'évolution de la qualité de l'eau avant et après son utilisation par les espèces en élevage. La dominance des processus de la photosynthèse et le métabolisme des animaux en élevage caractérisent l'évolution des principaux paramètres physico-chimiques (pH, nutriments, seston...) dans l'eau des différentes expériences de polyélevage réalisées. L'épuisement des nutriments et les niveaux plus faibles de biomasse végétale témoignent de l'utilisation régulière de la production naturelle dans l'eau par les populations en élevage. La teneur maximale en chlorophylle enregistrée dans l'eau a été de 29 g/l et de 18.3 g/l Le pH et les concentrations en ammoniaque n'atteignent pas des valeurs néfastes à la survie ou à la croissance des animaux en élevage. Les niveaux les plus élevés en ammoniaque dans l'eau ont été de 2,6 à 8,9 µm.

La polyculture extensive donne un rendement de 2.183 kg/ha/an; les rendements moyens en systèmes semi-intensifs ont été de 2.592 kg/ha/an Les rendements de l'élevage des crevettes en système extensif ont été de 98 kg/ha/an: en système semi-extensif, ils ont été de 287 kg/ha/an en 1990) et de 452 kg/ha/an en 1991. En système semi-intensif, les rendements ont varié entre 1193 kg/ha/an en 1990 et 677 kg/ha/an en 1991. Les modifications des caractéristiques de l'eau qui a séjourné dans les bassins sont relativement faibles et les élevages observés n'ont pas induit un impact négatif sur l'équilibre des écosystèmes étudiés.

Florence CAURANT – ***Étude de la bioaccumulation de quelques éléments traces (As, Cd, Cu, Hg, Se, Zn), chez le Globicéphale noir (Globicephala melas, Delphinidé), pêché au large des îles Féroé.*** **Thèse soutenue à Nantes, le 15 Septembre 1994. Jury : J. C. AMIARD Président, A. AGUILAR Rapporteur, L. PINAULT Rapporteur, P. TREHEN Rapporteur, D. BLOCH, J. H. KOEMAN, A. PINEAU Examinateurs.**

L'arsenic, le cadmium, le cuivre, le mercure, le sélénium et le zinc ont été analysés par Spectrométrie d'Absorption Atomique, dans le foie, le rein et le muscle du Globicéphale Noir (*Globicephala melas*, Delphinidé). Les animaux provenaient de sept troupeaux différents qui ont été capturés au large des îles Féroé, dans l'Atlantique nord-est. Le système de capture nous a permis d'obtenir des échantillons d'individus appartenant à toutes les classes d'âge, y compris des foetus. Ces données, associées à celles de la biologie de l'espèce, nous ont permis de déterminer les facteurs influençant la bioaccumulation des éléments traces.

Par comparaison avec d'autres espèces de Mammifères marins, les niveaux de cadmium et de mercure, éléments toxiques, sont particulièrement élevées chez le Globicéphale. Les concentrations de mercure et de sélénium dans le foie sont principalement influencées par l'âge des individus, alors que les concentrations de cadmium et de zinc varient selon le troupeau auquel appartiennent les animaux. L'hétérogénéité des concentrations de cadmium pourrait refléter l'existence d'une certaine ségrégation géographique entre les troupeaux, durant une partie de l'année.

La corrélation très significative entre le mercure et le sélénium qui existe chez de nombreux Mammifères marins est confirmée chez le Globicéphale. De plus des corrélations significatives multiples entre les concentrations de cadmium et de cuivre et les autres éléments métalliques (mercure et sélénium, notamment) ont été mises en évidence

Dans le but d'évaluer le risque de toxicité des métaux vis-à-vis des dauphins, les formes physico-chimiques de stockage ont été étudiées. Le mercure est principalement sous la forme inorganique et présent dans la fraction insoluble du foie. La distribution tissulaire du cadmium et du zinc ainsi que les concentrations de protéines de type métallothionéine varient selon les troupeaux. Ces métaux sont liés principalement en fonction des troupeaux, soit à la fraction insoluble, soit aux protéines de type métallothionéine de la fraction soluble.

L'étude des transferts transplacentaires a mis en évidence que les concentrations de mercure, et de cadmium sont beaucoup plus faibles dans les organes des foetus que ceux des adultes. Cependant le mercure est cumulatif au cours de la gestation. Dans le foie des foetus, contrairement à celui des adultes, ce métal se trouve principalement sous la forme organique qui est la plus toxique.

Hanane ETTAJANI.– ***Transfert des éléments traces essentiels ou toxiques dans une chaîne trophique marine à Mollusques.*** **Thèse soutenue à Tours, Université F. Rabelais le 3 Octobre 1994. Jury : P. VASSEUR Président, J.-C. LEFEUVRE, Rapporteur, A. MOUKRIM, Rapporteur, C. AMIARD-TRIQUET, G. PERIQUET et J.-P. BAUD Examinateurs.**

Le transfert des éléments traces l'argent, l'arsenic, le cadmium, le cuivre et le plomb) aux mollusques filtreurs a été étudié grâce à un modèle expérimental de chaîne trophique. Le premier maillon est représenté par du sédiment naturel et des microalgues: *Skeletonema costatum, Tetraselmis suecica* et *Haslea ostrearia,* et le second par le mollusque filtreur l'Huître *Crassostrea gigas.*

Le transfert métallique dans cette chaîne a été étudié tout en estimant la biodisponibilité de ces éléments au niveau des différents maillons trophiques. Dans le souci de valider les résultats expérimentaux, des expériences en nature ont été également menées

La biodisponibilité des métaux au niveau du premier maillon, étudiée à l'aide d'essais *in vitro* (attaque enzymatique, changement de pH) simulant la digestion chez les huîtres, montre qu'à acidités comparables à celles rencontrées au cours de la digestion, une désorption se produit dont l'importance varie selon le métal. En effet, pour le sédiment de la baie de Bourgneuf, la biodisponibilité du cuivre est plus importante que celle de l'arsenic et du plomb, et s'est traduite par un transfert relativement élevé du cuivre à l'Huître dans la chaîne trophique expérimentale. Pour le sédiment du bouchon vaseux de l'estuaire de la Loire, la biodisponibilité des métaux diffère selon les saisons et selon le métal testé. Ainsi la désorption du cuivre et surtout celle du cadmium sont élevées

Le transfert relativement important du cadmium et du cuivre à l'Huître via *S. costatum* et *T. suecica* est en accord avec les essais de désorption montrant un relargage significatif des deux métaux sous l'effet des attaques acides

L'étude de compartimentation montre que chez les microalgues, les métaux sont principalement liés à la fraction insoluble, avec une faible proportion dans la fraction soluble thermosensible incluant les enzymes. La caractérisation des composés liant les métaux montre qu'ils sont de masse moléculaire élevée, surtout pour l'argent. L'étude par HPLC confirme qu'il ne s'agit pas de phytochélatines. Pour les huîtres contaminées par le cadmium ou le cuivre, des protéines de type métallothionéine ont été mises en évidence.

La bioaccumulation des métaux (Ag, Cd, Cu et Pb) par l'Huître est beaucoup plus importante par voie directe que par voie particulaire. Toutefois, en considérant les quantités métalliques disponibles dans le milieu, la voie particulaire s'avère non négligeable

L'influence des caractéristiques génétiques (triploïdisation) sur l'accumulation des métaux chez les huîtres est modeste; les triploïdes accumulant moins d'argent et de cadmium que les diploïdes. Toutefois, l'étude *in situ* montre que cette différence reflète surtout les fluctuations pondérales dues à la maturité sexuelle des huîtres diploïdes.

Laura PIRASTRU.– ***Une eau salée souterraine de la baie de Bourgneuf : caractéristiques physico-chimiques, biodisponibilité des phosphates et fertilité potentielle pour*** **Skeletonema costatum** ***(Grev.) Cleve.*** **Thèse soutenue à Nantes le 12 juillet 1994. Jury : J.-M. ROBERT, Président, D. BONIN, Rapporteur, P. LE CORRE, Rapporteur, J.-C. AMIARD, Examinateur, A. BODOY et C. ROY, Invités.**

Le littoral de la baie de Bourgneuf, situé sur la côte atlantique entre l'estuaire de la Loire au nord et l'île de Noirmoutier au sud, est riche en nappes d'eaux souterraines salées. Caractérisées par une grande richesse en éléments nutritifs, elles sont utilisées depuis une quinzaine d'années avec succès pour l'aquaculture des microalgues marines destinées à l'alimentation des mollusques en élevage

Sur un forage proche de la mer, situé à la station expérimentale de Bouin (IFREMER), nous avons étudié la qualité physico-chimique de l'eau souterraine au cours des cycles de marée de fort coefficient pendant une année, ainsi que la fertilité potentielle des eaux prélevées pour la diatomée *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve, espèce utilisée très fréquemment en aquaculture. Les variations des facteurs analysés (température, salinité, pH, concentrations en sels minéraux dissous et en oligo-éléments métalliques essentiels) sont souvent aléatoires par rapport à la marée, Seule la corrélation significative de la salinité avec cette dernière a été enregistrée ($P < 0.05$), ce qui n'est pas suffisant pour affirmer qu'il y a une influence de l'eau de mer sur la composition de l'eau de la nappe. En outre, des variations parfois importantes de la composition en sels minéraux et en métaux traces ont été enregistrées au cours de l'année d'étude. Ces changements se répercutent sur la fertilité de cette eau pour l'algue-test choisie. En effet, à l'augmentation de la concentration des phosphates et du manganèse et à celle des phosphates et du fer, correspond une augmentation de la biomasse algale produite. La quantité maximale de cellules atteinte au cours de l'année est corrélée négativement avec la teneur en ammonium dissous, ce qui témoigne d'une concentration proche de la limite de tolérance de cette algue vis-à-vis de ce nutriment. La composition biochimique de *S. costatum* cultivé *in vitro* (en conditions contrôlées) ou en système non renouvelé de grand volume (100 m^3 en conditions naturelles) peut être comparée à celle obtenue sur des milieux riches habituellement utilisés pour la culture des microalgues. Toutefois, les rapports glucides/chlorophylle a et lipides/-

chlorophylle a sont plus élevés que ceux donnés par certains auteurs pour cette même espèce algale.

La présence des particules en suspension dans l'eau souterraine salée provoque l'adsorption des phosphates. Par ce phénomène, 80 % du $P\text{-}PO_4$ dissous passe sous forme particulaire dans un intervalle de temps de 7 heures. Une filtration de l'eau souterraine après cet intervalle de temps provoque l'élimination des phosphates adsorbés sur les particules et par voie de conséquence, la diminution de la fertilité, alors qu'une filtration effectuée dès le prélèvement n'affecte pas la qualité nutritionnelle de l'eau. L'addition des phosphates particulaires dans un milieu ne contenant pas de phosphates produit une biomasse qui est fonction de la concentration introduite et atteste de la biodisponibilité de cette forme pour la croissance de l'algue-test.

Le travail présenté montre les potentialités nutritionnelles des eaux salées souterraines vis-à-vis d'une algue « fourrage » utilisée pour l'aquaculture. Elle précise aussi les limites d'emploi de ces eaux dont le traitement peut modifier les qualités physico-chimiques et entraîner une variation de la quantité ainsi que de la qualité nutritionnelle des biomasses produites.

Catherine GROTH-NARD.– ***Les lipides des Diatomées : exemple d'*Haslea ostrearia** ***(Simonsen), responsable du verdissement des huîtres.*** **Thèse soutenue à Nantes le 8 juillet 1994. Jury : J.-M. ROBERT, Président, M. DEMAIMAY, Rapporteur, J.-P. DUBACQ Rapporteur, Y. LE GAL, Rapporteur, G. GANDEMER et J.-F. SAMAIN Examinateurs.**

Dans une synthèse bibliographique il est fait état, dans un premier temps, des différents travaux concernant les lipides des Diatomées. La composition lipidique de nombreuses espèces est décrite et comparée. Après un inventaire des facteurs environnementaux pouvant agir sur la composition lipidique, les possibilités d'utilisation des lipides de ces microalgues en aquaculture et à une échelle industrielle sont examinées

La seconde partie de ce travail concerne la Diatomée *Haslea ostreana*, responsable du verdissement des huîtres. La composition biochimique globale et plus précisément l'analyse des composés lipidiques de cette algue sont réalisées. Il apparaît ainsi que l'extrait lipidique total représente 16 % de la matière sèche. La séparation des principales classes lipidiques par HPLC montre que les lipides neutres comportent principalement des triacylglycérols, des pigments, des hydrocarbures, des stérols et de faibles proportions de diacylglycérols et d'acides gras libres. Les principales classes des glycolipides sont le sulfoquinovosyldiacylglycérol, le monogalactosyldiacylglycérol et le digalactosyldiacylglycérol. Cette fraction comporte également des pigments caroténoïdes. Les phospholipides comprennent du phosphatidylglycérol et surtout de la phosphatidyléthanolamine. Les acides gras majeurs de l'extrait lipidique total sont les acides gras 14:0, 16:0, 16:1 n-7 et 20:5 n-3 qui représentent 75 % des acides gras totaux.

Dans une troisième partie, l'influence de la source et de la concentration en azote du milieu de culture sur la composition lipidique est étudiée chez *Haslea ostreana*. Les résultats montrent qu'une faible concentration en azote entraîne une augmentation des teneurs en lipides neutres et inversement, une diminution des teneurs en lipides polaires. De fortes concentrations en azote dans le milieu de culture provoquent une baisse des teneurs en acides gras saturés et monoinsaturés et une augmentation des acides gras polyinsaturés dans les lipides totaux et les différentes fractions lipidiques.

Christophe MINIER.– ***Recherche de biomarqueurs de toxicité liés à l'estérase non spécifique et à la résistance multixénobiotique chez divers organismes marins.*** **Thèse soutenue à Nantes le 19 octobre 1994. Jury : J.-M. ROBERT, Président, J.-F. NARBONNE, Rapporteur, S. PUISEUX-DAO Rapporteur, C. AMIARD-TRIQUET, F. GALGANI, C. ROUSSAKIS et J.-F. SAMAIN, Examinateurs.**

Plus de 70 000 substances diverses sont rejetées dans l'environnement et susceptibles d'être présentes en milieu marin. L'étude de l'action de ce mélange complexe de polluants sur les organismes marins est d'une importance fondamentale et éthique évidente. Deux types de réactions métaboliques ont été étudiées sur des cyanobactéries, des algues unicellulaires et des mollusques. L'activité estérasique des unicellulaires s'est avérée sensible aux variations physiques et chimiques du milieu et permet une estimation de l'effet de ces variations sur l'état physiologique des organismes testés. Une méthodologie simple et rapide permettant des résultats fiables a été caractérisée et développée. Une seconde réponse correspondant au développement d'une première ligne de défense contre un ensemble de composés, la résistance multi-xénobiotiques (mxr), a été étudiée. La caractérisation de ce système a été partiellement réalisée au niveau moléculaire et biochimique. Des portions géniques susceptibles d'appartenir à la famille évolutive des gènes codant pour ce système ont été séquences chez la moule, *M. edulis*, et le dinoflagellé, *P. micans*. Des protéines apparentées ont aussi été retrouvées par immunochimie chez la moule, *M. edulis* et l'huître, *Crassostrea gigas*. Des applications de ces « indicateurs biologiques » (ou biomarqueurs) ont été développées et testées *in vivo* au laboratoire sur différents mélanges de polluants du milieu marin ainsi que sur le milieu côtier. Les résultats montrent une corrélation entre les dosages chimiques des principaux polluants océaniques effectués sur la côte anglaise et le niveau d'expression du système de défense de type mxr.

Catherine RAUSCH de TRAUBENBERG.– ***Interactions entre un dinoflagellé et sa microflore bactérienne associée : rôle des bactéries dans la toxicité de*** **Prorocentrum lima** Ehrenberg ***(Dodge).*** **Thèse soutenue à Nantes le 10 décembre 1993. Jury : T. GINSBURGER-VOGEL, Président, B. BERLAND, Rapporteur, M. GAUTHIER, Rapporteur, M.-O. SOYER-GOBILLARD, Rapporteur, P. LASSUS et J.-M. ROBERT, Examinateurs.**

La microalgue *Prorocentrum lima* (souche PL2V) est un dinoflagellé qui produit l'acide okadaïque (AO) et ses dérivés (principalement la DTX1). Ces composés sont des polyethers polycycliques ; ce sont les toxines marines responsables des empoisonnements diarrhéiques suite à la consommation de coquillages. Des phénomènes de toxicité inexpliquée ainsi que des données récentes sur les bactéries associées aux dinoflagellés toxiques conduisent aujourd'hui à reconsidérer la production de toxines par les dinoflagellés. L'objectif de ce travail est de

déterminer le rôle joué par les bactéries associées à *P. lima* dans la toxicité de la culture

L'ultrastructure de *P. lima*, typique des dinoflagellés avec quelques particularités, ainsi que la présence d'une importante microflore bactérienne associée, ont pu être mises en évidence au microscope électronique. Les bactéries associées à *P. lima* sont constituées d'individus extracellulaires libres et fixés sur les cellules de *P. lima* et d'un faible nombre de bactéries intracellulaires, endosymbiotiques ou infectieuses. Les bactéries extracellulaires ont été dénombrées par comptage direct au microscope à épifluorescence : elles peuvent atteindre des concentrations de 30 millions de cellules par millilitre de culture, et sont composées d'une majorité de bactéries fixées.

Un double marquage des cellules de *P. lima* au moyen d'un anticorps anti-AO et d'un fluorochrome spécifique de l'ADN a montré la présence d'AO dans le cytoplasme de *P. lima* mais non dans les bactéries intracellulaires, suggérant que ces bactéries ne constituent pas la source de toxines dans les cellules du dinoflagellé.

Un dosage en chromatographie liquide à haute pression (CLHP) a permis de révéler la libération d'une quantité non négligeable de toxines dans le milieu extracellulaire ainsi qu'une faible adsorption d'AO et de DTX1 sur les bactéries libres. La comparaison des toxicités des cultures axénique et non axénique tend à montrer que *P. lima* constitue la source majeure de toxines. Les bactéries jouent un rôle en stimulant l'excrétion de toxines par la microalgue ce qui conduit à une augmentation de leur absorption sur les cellules bactériennes. Lorsque le dinoflagellé est sénescent, il semble que les bactéries associées accroissent la production de toxines dans la culture. Cette production pourrait s'expliquer par une stimulation de la synthèse de ces composés par *P. lima* lorsqu'il est sénescent ou par une production supplémentaire de toxines par les bactéries elles-mêmes.

Cette hypothèse d'une production bactérienne de toxines semble être confirmée par la capacité d'une bactére extracellulaire à produire une faible quantité de toxines dans des conditions de culture pure en l'absence du dinoflagellé. Un séquençage des ARNr16S et une analyse phénotypique de cette bacténe a montré qu'il s'agit d'une protéobactérie du groupe alpha non photosynthétique appartenant à un genre et une espèce inconnus. Trois souches bactériennes sur 26 isolées à partir de la culture comprenant bactéries libres et fixées appartiennent à cette espèce. Ces trois souches semblent produire une faible quantité de toxines détectées par immunochimie et par CLHP. Cette production diminuerait au cours du temps puisque seule une de ces souches produit encore de la toxine après deux repiquages successifs.

Les bactéries joueraient donc un rôle indirect sur la toxicité de la culture en influant sur la production d'AO et de DTX1 par le dinoflagellé lorsqu'il est sénescent et en stimulant l'excrétion de toxines. En absorbant la toxine, les bactéries extracellulaires constituent un vecteur potentiel d'intoxication et en tant que producteurs, une source possible de toxine

Il reste à déterminer les conditions optimales de production de toxines par les bactéries, de manière à mettre en évidence le rôle joué par ces bactéries dans la toxicité des coquillages, et à expliquer les épisodes toxiques observés sur le littoral en l'absence de dinoflagellés

Brigitte RAVAIL-LEGRAND.– *Incidences du débit de la Charente sur la capacité biotique du bassin ostréicole de Marennes-Oléron.* Thèse soutenue à Nantes le 7 décembre 1994. Jury : A. FER, Président, A. HERBLAND, Rapporteur, J.-C. LEFEUVRE, Rapporteur, M. HERAL et J.-M. ROBERT, Examinateurs.

Le suivi des paramètres physico-chimiques des eaux du fleuve Charente et de son estuaire externe pendant deux années permet d'estimer les forts apports en nitrates et en matières en suspension dans les eaux côtières, lors des crues automnales et printanières. En revanche, en étiage estival ou automnal, le même type d'observations montre que la diminution du débit du fleuve réduit considérablement ces apports d'origine continentale. En outre, l'ensemble des résultats acquis permet de définir les limites du panache de dilution des eaux marines par les eaux du fleuve dans le vaste ensemble constitué par le Bassin ostréicole de Marennes-Oléron.

Le suivi hebdomadaire de la biomasse phytoplanctonique réalisé selon des radiales rayonnant depuis l'embouchure vers le Bassin, montre que la zone de production primaire se superpose au panache de dilution. Ce secteur sous influence continentale permanente se localise dans un triangle géographiquement délimité par l'Ile d'Aix au Nord, le Fort Boyard à l'Ouest et l'Ile Madame au Sud. L'analyse des peuplements microalgaux en période de poussée printanière, y donne un état des espèces dominantes responsables de la production phytoplanctonique.

Les campagnes d'études hydrobiologiques réalisées en périodes d'étiage précisent le degré de variabilité des paramètres physico-chimiques et de biomasse phytoplanctonique en stations fixes, sur des périodes très courtes puisque s'adressant à l'échelle d'un cycle de marée.

La conception d'un appareillage permettant d'estimer *in situ* la production photosynthétique d'échantillons d'eau de faible volume et sur des durées très courtes, de l'ordre de 20 mn, donne une bonne évaluation de la capacité photosynthétique des peuplements phytoplanctoniques sur toute la colonne d'eau. L'usage de ce photosynthétron montre combien la production du phytoplancton concerne une faible épaisseur de la colonne d'eau. Il ressort de cette étude que les mécanismes qui conditionnent la turbidité des eaux (sédimentation, remise en suspension par hydrodynamisme, courants…) sont fortement impliqués dans le contrôle de l'activité photosynthétique des microphytes

Les tests biologiques (tests de fertilité) réalisés expérimentalement sur des eaux brutes et des eaux issues de mélanges eau du fleuve/eau marine, soit avec des peuplements naturels, soit avec des souches d'algues issues de collections de laboratoire, permettent d'atteindre des niveaux de biomasse supérieurs à ceux observés lors des observations acquises *in situ*. L'addition expérimentale d'eau de la Charente riche en azote à des eaux côtières, conduit aux biomasses les plus importantes dans les limites d'un enrichissement de 20 à 40 %. Au-delà de ces proportions, l'addition d'eau d'origine continentale n'apporte aucun bénéfice nutritionnel aux différentes populations algales mises en culture.

L'ensemble des résultats acquis montre combien les échanges entre le fleuve Charente et la mer peuvent contribuer à l'enrichissement du Bassin de Marennes-Oléron en nutriments utiles à la production phytoplanctonique qui pourra être exportée sur les parcs ostréicoles selon un courant résiduel nord-sud. Les analyses réalisées selon différents scénarios montrent indirectement

que tout aménagement de type barrage construit sur la Charente, peut perturber les flux de nutriments vers le milieu marin, surtout en période estivale. Ce travail pose le problème du choix de la gestion des eaux de Charente dont les débits variables ne peuvent pas toujours satisfaire à la fois les exigences de l'agriculture et celles de la conchyliculture.

Yves RINCE.– ***Les Diatomées marines de la région de Basse-Loire: inventaire, distribution spatio-temporelle et devenir experimental des peuplements naturels d'écosystèmes ostréicoles.*** **Thèse de Doctorat d'Etat soutenue le 18 décembre 1994. Jury : Y. SAUDRAY, Président, R. LE COHU, Rapporteur, C. TOLOMIO, S. RENAUDIN, J.-M. ROBERT et M. TRAVERS, Examinateurs.**

Après une première partie définissant le contexte méthodologique et technique de l'étude, une description des paysages où s'inscrivent les différents biotopes abordés est donnée avec le souci de dégager les caractéristiques majeures de l'environnement susceptibles d'interférer avec la dynamique des biocénoses microalgales dont font partie les Diatomées

La partie centrale de la thèse est consacrée à l'inventaire floristique des Diatomées des milieux marins et saumâtres de la région de Basse-Loire. La liste des taxons inventoriés compte 321 espèces dont la description est donnée, accompagnée d'illustrations en microscopie photonique et en microscopie électronique.

Le chapitre 4 a pour objet la mise en parallèle de la composition qualitative des peuplements avec les facteurs du milieu. Y sont développés l'impact des paramètres hydrologiques (salinité, température, éclairement et éléments nutriufs) et la reproductibilité des phases saisonnières cycliques. Les résultats discutés concernent la répartition des espèces en contingents reflétant soit les différents apports de l'océan, de la bande côtière ou des estrans, soit la tolérance des espèces vis-à-vis de la salinité. Ils ont également trait à l'évolution de la diversité spécifique que l'on voit traduire des phases de compétition interspécifique banale et des phases d'installation d'espèces opportunistes. Phytoplancton et microphytobenthos sont étudiés dans leurs successions saisonnières et leurs rapports aux composantes de l'environnement

Le dernier chapitre est consacré à l'approche expérimentale de l'écophysiologie des Diatomées. Il y est démontré que: enrichissements différentiels des milieux de culture, mise en place de substrats solides et fertilisations dans des bassins d'élevage induisent des modifications par rapport au fonctionnement des écosystèmes naturels. L'enrichissement d'eaux prélevées en baie de Bourgneuf à différentes saisons confirme les aptitudes distinctes de plusieurs espèces. D'autres résultats concernent les potentialités nutritives des eaux marines en zone conchylicole. Entre des eaux prélevées au large et des eaux entrant dans les bassins ostréicoles, des différences en composition qualitative des peuplements de Diatomées existent. Elles sont responsables de différences au niveau des biomasses produites. La disponibilité des éléments nutriufs n'est pas seule en cause dans ces résultats. Certaines espèces paraissent exercer au bénéfice ou à l'encontre d'autres espèces des actions dites allèlopathiques.

Donato BERGANDI.— ***Limites et possibilités de l'approche holiste dans la théorie des systèmes écologiques.*** **287 p. Thèse de Doctorat en Philosophie des Sciences, Muséum National d'Histoire Naturelle, soutenue le 8 février 1995. Jury: J.C. LEFEUVRE, Président, J. GAYON, Rapporteur, H. Le GUYADER, Rapporteur, P. BLANDIN, J.M. DROUIN et I. STENGERS, examinateurs.**

La réflexion développée s'articule autour de trois axes majeurs, la relation Science-Métaphysique, la confrontation holisme-réductionnisme et les écologies, ceci pour parvenir à une clarification permettant de mieux appréhender et donc de mieux comprendre les tenants et les aboutissants du débat épistémologique holisme-réductionnisme, afin d'évaluer l'apport de ce débat aux développements théorétiques et méthodologiques de l'écologie

Les scientifiques partagent, dans leur majorité, une vision de la science de type empiriste. Cette dernière privilégie, en effet, l'expérience, l'observation des faits vérifiant des hypothèses. Parfois cette vision se transforme en un obstacle épistémologique lorsqu'elle considère la dimension théorique comme ancillaire par rapport à celle de l'expérience. Cette forme d'empirisme naif peut en arriver à affirmer que le seul travail de recherche scientifique digne de ce nom est celui qui, accompli devant une loupe ou à l'aide de tout autre appareil "médiateur", se limite à enregistrer les "faits" pour en tirer des conclusions générales. En revanche, tout ce qui ne fait pas partie ou ne découle pas de l'univers de l'expérience, dans le meilleur des cas, serait de la poésie et, dans le pire, du non-sens, ou de la philosophie tout court.

Le premier chapitre cherche à mettre en relief l'incongruité de cette perspective vis-à-vis des conceptions qui ont jailli de la pensée épistémologique contemporaine. L'attention a été focalisée sur les développements de la perspective épistémologique du mouvement néopositiviste, car cette perspective offre la base d'une vision du monde qui structure encore aujourd'hui le paradigme scientifique dominant. L'éclosion de ce mouvement se situe dans les années 1920 et 1930; y ont participé, entre autres, des auteurs tels que CARNAP, SCLICK, FRANK, NEURATH.

Le néopositivisme est représentatif d'une tendance qui estimait que la rationnalité se limite à la rationnalité scientifique. Son objectif était de favoriser une vision scientifique du monde qui devait se manifester dans une "science unifiée". Le fondement de son programme était une tendance anti-métaphysique concrétisée dans le refus de tout type d'interprétation a priori de la réalité. Pour atteindre cet objectif, le néopositivisme a tenté de définir la science comme l'ensemble des propositions qui pouvaient être vérifiées de manière objective, empirique. La logique était le moyen d'analyse choisi, tandis que l'empirisme humien était son arrière-plan épistémologique. Les questions méthodologiques auxquelles le néopositivisme a tenté de répondre définitivement concernaient, entre autres, la définition d'un critère pour différencier les propositions douées de contenu empirique et celles qui en étaient dénuées (critère qui faisait corps avec le problème de la démarcation entre science et métaphysique), et la justification des lois naturelles à partir d'une logique inductive (avec l'augmentation des évidences empiriques s'accroît aussi le degré de confirmation d'une loi).

Les objectifs du néopositivisme – à savoir, la définition d'un critère de signification par l'intermédiaire duquel il devient

possible de démarquer avec netteté la science de la métaphysique, ou bien l'acquisition d'un langage "objectif" dépourvu de tout type de référence théorique – se sont révélés, en substance, irréalisables. Cela est dû aux résultats de l'analyse épistémologique contemporaine (les oeuvres de POPPER, LAKATOS, KUHN et FEYERABEND).

En particulier, POPPER a démontré la vacuité du "principe de vérification" des néopositivistes, puisqu'il a souligné que "les lois naturelles ne sont pas plus réductibles à des énoncés d'observation que ne le sont les discours métaphysiques" (1973, p. 318). Cela est dû au fait que, d'un part, "les théories ne sont (...) jamais vérifiables empiriquement" (*ibidem*, p. 37), car bien que les énoncés d'observation soient nombreux, ils ne pourront jamais vérifier d'une façon concluante des assertions universelles, tandis qu'une seule assertion contraire peut suffire à contredire une théorie. De l'autre, les "énoncés d'observation", sensu stricto, n'existent pas, puisque "l'observation est toujours une observation faite à la lumière des théories" (*ibidem*, p 57).

La métaphysique, avec l'épistémologie contemporaine, a cessé d'être le royaume du non sens pour devenir une des sources d'où la science prend naissance. Qu'elle représente une préfiguration des futures théories scientifiques ou bien qu'elle participe même à leur détermination, la présence de la Métaphysique dans la science est un phénomène indéniable. Souhaiter sa disparition définitive de l'horizon de la connaissance scientifique – parce qu'elle a figé, parfois, certains résultats de la science en prenant ce qui est partiel, relatif, transitoire pour des constantes, des invariables de la science – aurait comme conséquence de pousser au conformisme théorique et opérationnel.

Le deuxième chapitre aborde la problématique de l' "émergence", qui représente le noyau théorétique fondamental sur lequel est fondé le débat holisme-réductionnisme. Entre les réductionnistes et les holistes existe une tension que l'on ne peut réduire que très difficilement. Selon les uns, seules les "parties" qui résultent de l'analyse, et sur lesquels l'analyse s'exerce, sont des entités ontologiques, vraies, réelles. Tandis que pour les autres, l'unique réalité est le "tout", l'entité non analysée qui englobe toutes les autres. Une conséquence directe de ce pari est la valorisation à outrance de l'analyse, par les uns, et la mise en relief de ses limites, par les autres. En outre, la méthode analytico-additionnelle étant la méthode de référence des sciences physiques, les réductionnistes retrouvent en ces dernières les sciences fondamentales auxquelles les autres devront être réduites. En revanche, les holistes appellent des études phénoménologiques et intégratives qui s'accordent avec la nécessité de lois et théories propres à tous les niveaux d'intégration doués de propriétés émergentes.

Le refrain "le tout est plus que la somme des parties" a représenté, historiquement, la devise de tous ceux qui refusaient les approches mécanicistes (expliquer un objet à partir de l'étude de ses composantes) et réductionnistes (les lois et le théories d'un niveau d'intégration donné - par exemple, la biologie - peuvent être réduites aux lois et aux théories d'un niveau plus fondamental - par exemple, la physique).

Cependant, la conception relationnelle de la réalité naturelle plaidée, d'abord, par la pensée philosophique holiste, et ensuite par les tenants de la Théorie Générale des Systèmes et ceux de la cybernétique a été absorbée par le paradigme réductionniste. La démarche opérationnelle du mécanisme du XIX[ème] siècle, strictement analytique et réductionniste, a été remplacée par une forme de néo-mécanisme qui ne se limite pas à résoudre les systèmes dans l'étude de leur composantes et processus partiels, mais qui cherche, aussi, à prendre en compte les relations entre les composantes qui constituent l'objet primaire d'étude. Cette dernière approche a été, de manière erronée, indiquée comme une démarche émergentiste (BERTALANFFY, 1973). En réalité, elle représente une forme d'analyse "complexifiée", qui ne peut pas être assimilée à une approche émergentiste véritable, car cette dernière se caractérise par la prise en considération, aussi, du niveau d'intégration supérieur donnant ainsi sa signification profonde au concept d'émergence (FREIBLEMAN, 1954). A partir d'un certain seuil de complexité un "tout" (un "système") n'équivaut pas à un "tout" composé de "parties" et de "relations" (ASHBY, 1956).

La mise en garde d'ASHBY est extrêmement importante et aurait dû avoir une retombée opérationnelle directe en écologie. Un écosystème est une entité constituée par une multitude de composantes en interaction complexe, que l'on prenne en compte la dimension populationnelle ou que l'on considère la dimension fonctionnelle des flux de matière et d'énergie. En réalité, les choses se sont passées autrement.

Le troisième chapitre considère trois phases d'évolution de l'écologie correspondant à trois périodes : 1905-1935, 1953-1971 et 1979-1991. La phase pré-énergétique est structurée, d'abord, autour de la composante végétale des communautés biotiques. Avec CLEMENTS (1916), l'introduction du concept de "climax" fait corps, de manière explicite, avec la proposition d'une ontologie organiciste : l'unité de végétation est comparée à un organisme, et en tant que tel, devrait être considérée comme un "tout" qui ne peut pas être abordé comme la simple somme des réactions des plantes considérées comme des individus séparés. Cette conception organiciste sera plus tard appliquée aussi à la communauté biotique dans son ensemble (PHILLIPS, 1931, 1935 (a), 1935 (b), CLEMENTS, 1936, CLEMENTS & SHELFORD, 1939). L'organicisme sera partiellement refusé par TANSLEY (1935) qui utilisera le concept "d'écosystème" pour s'opposer à la pensée holiste sous-jacente aux positions de CLEMENTS et PHILLIPS. TANSLEY verra dans la problématique de l'émergentisme un faux problème, et dans la physique la discipline explicative de référence.

La seconde phase d'évolution de l'écologie, marquée par l'oeuvre de E. P. ODUM (1953 [réédité en 1959, 1971]), voit surgir un paradoxe de l'histoire de la science. ODUM a utilisé le concept d'écosystème de TANSLEY pour proposer explicitement un genre d'écologie holiste, au moins dans les intentions. La proposition de modèles énergétiques de type cybernétique est associée avec l'affirmation du refus d'une perspective réductionniste qui sous-entend que chaque niveau d'intégration est doué d'une valeur intrinsèque et est objet de connaissance scientifique au même titre que les niveaux dits fondamentaux (holisme épistémologique).

La finalité qu'ODUM poursuit est une approche susceptible de faire ressortir les liens des différents compartiments de l'écosystème, en considérant que les organismes "sont intimement connectés au niveau fonctionnel dans les systèmes écologiques, selon des lois très bien définies" (1959, pref., p. 9). Dans le prolongement de la vision trophico-dynamique de LINDEMAN (1942), ODUM est à la recherche de la "clarification des relations concernant l'énergie de base de l'écosystème pris comme un

tout" (1953, p. 89 ; 1959, pp 147-148), en mettant prioritairement en relief les lois qui dirigent les flux énergétiques parmi les différents compartiments d'un écosystème.

En outre, ODUM nous propose son "manifeste épistémologique". En prenant en considération les rapports qui existent entre les théories relatives à différents niveaux d'intégration, il affirme "qu'aucun niveau n'est plus au moins important, ou plus ou moins utile que n'importe quel autre niveau" (1959, p. 7; 1971, p. 5). Cette position coïncide exactement avec le "holisme épistémologique" qui est symétriquement opposé au "réductionnisme épistémologique". Selon le réductionnisme épistémologique, par contre, ils existe des secteurs de la science plus "fondamentaux" que d'autres. ODUM refuse clairement le réductionnisme épistémologique en affirmant que "les découvertes concernant n'importe quel niveau peuvent aider l'étude d'un autre niveau, mais elles ne pourront jamais expliquer complètement les phénomènes qui se manifestent à ce niveau là" (souligné par ODUM) (1959, p. 7 ; 1971, p. 5)

Malheureusement, en utilisant les modèles cybernétiques, il se met en contradiction vis-à-vis de ses propres thèses épistémologiques. Parce que, si l'écosystème est considéré comme un tout, il l'est en tant qu'entité physique caractérisée essentiellement par des flux d'énergie, tandis qu'une approche réellement holiste aurait cherché à différencier les "propriétés émergentes" propres à chaque niveau d'intégration, prenant en considération non seulement les niveaux d'intégration "inférieurs", mais aussi ceux "supérieurs" à l'écosystème en tant qu'objet d'étude (FEIBLEMAN, 1954)

Enfin, le fait qu'en réalité ODUM n'a jamais suivi une approche vraiment holiste, est démontré par l'interprétation erronée qu'il fait des propriétés collectives de la communauté et de la population (indice de diversité spécifique, structure d'âge, natalité, mortalité, etc.) entendues comme propriétés émergentes. Or il s'agit d'une différence fondamentale, non perçue par ODUM : par définition les propriétés émergentes d'un niveau d'intégration donné ne peuvent pas être déduites à partir de l'étude de ses composantes, tandis que les propriétés collectives, même non caractéristiques des individus en tant que fonctions statistiques, sont déductibles par la somme des caractéristiques de tous les individus d'une population ou d'une communauté (SALT, 1979)

Ce holisme de façade qui cache, en réalité, une méthode profondément réductionniste a été le noyau du Programme Biologique International. L'inventaire des espèces d'un écosystème, leur description et dénombrement, l'identification de leur distribution et stratification, la prise en compte de la structuration des facteurs abiotiques ont eu comme but unique la mesure des flux d'énergie et de matière. La mesure des flux d'énergie et de matière est en soi tout à fait légitime, mais elle ne peut pas être présentée comme l'emblème même d'une méthodologie holiste, émergentiste. Premièrement, la mesure des flux d'énergie et de matière implique la "réduction" de l'écosystème aux lois de la physique, deuxièmement elle est le résultat de la somme des différents bilans énergétiques de l'ensemble des compartiments de l'écosystème. Par contre, une approche qui se veut holiste doit essayer de saisir celles caractéristiques de l'écosystème qui ne peuvent pas être expliquées avec une méthode analytique-additionnelle.

Il serait tout à fait erroné de croire que ceci est un problème dépassé, qui concernerait seulement, dans le meilleur de cas, l'histoire des Sciences. Les mêmes types de problématiques concernent aussi les développements plus récents de l'écologie comme par exemple l'écologie du paysage. Comme l'écologie écosystémique, l'écologie du paysage doit affronter des problèmes dans lesquels la dimension historique représente un des traits caractéristiques déterminants. Malheureusement, jusqu'à présent la tentation d'éviter cette problématique épineuse a eu comme résultat une tendance à concentrer l'attention plutôt sur tout ce qui est directement "tangible", tout ce qu'on peut directement voir, compter, calculer, peser. Du couple "espace-temps", on a privilégié la dimension spatiale, en la découplant de son évolution historique, parce que plus facilement abordable. Cette perspective a eu un effet direct dans la définition même des objets de l'écologie du paysage. FORMAN & GODRON (1986, p 31), ainsi, définissent le paysage comme "(...) un espace terrestre hétérogène composé d'un "agrégat" d'écosystèmes interactifs, qui constitue un motif en se répétant au travers de cet espace, qui a au moins quelques km de diamètre."

On a constaté que dans la tentative de saisir les traits distinctifs du paysage, ou bien on banalise le terme écosystème, qui devient une sorte de concept passe-partout, (en dernière analyse toute entité d'un paysage facilement distincte peut représenter un écosystème - field, hedgerow, wood, highway (FORMAN, 1981, FORMAN & GODRON, 1986), ou on propose une approche systémique qui frôle les limites de la banalité: on a besoin d'une entité d'analyse spatialement plus large, plus vaste parce qu'autrement on perdrait des informations sur les éléments et sur l'ensemble.

La troisième phase d'évolution de l'écologie est caractérisée par la proposition de "l'hypothèse Gaïa" par LOVELOCK (1979, 1986, 1991). Alors que se développe l'écologie globale, avec en arrière-plan de lourdes préoccupations environnementales, l'oeuvre de LOVELOCK semble apporter un substrat philosophique en affirmant la dimension ontologique de "l'être-vivant Gaïa". Il est donc essentiel de s'interroger sur la position de LOVELOCK vis-à-vis du débat holisme-réductionnisme, et dans cette perspective, comment elle s'articule avec la démarche des autres champs de l'écologie, notamment la démarche odumienne.

Une image réductrice de l'écologie – seule est prise en considération l'approche écologique dite "théorétique" (MAY, 1976) où les modèles proposés concernent des populations considérées dans un environnement physico-chimique contrôlé, réduit à un minimum de facteurs - permet à LOVELOCK de faire une "découverte". Celle-ci, pour tous les écologues, est une évidence sur laquelle se fonde leur discipline. La biosphère est le résultante d'interactions multiples entre les composantes biotiques et abiotiques. Cette opération, en réalité, n'est rien d'autre qu'une proposition renouvelée de la signification du concept d'"écosystème" de TANSLEY, amplifié jusqu'à englober la planète entière. Toutefois, elle se situe en même temps dans la ligne d'évolution de la pensée écologique représentée par CLEMENTS et PHILLIPS, ainsi que dans celle représentée par l'écologie écosystémique de type odumien. En effet, comme CLEMENTS et PHILLIPS, LOVELOCK utilise la métaphore de l'organisme pour véhiculer l'idée d'une unité essentielle entre les facteurs biotiques et les facteurs abiotiques. Par ailleurs, son jargon émergentiste cache une perspective fondamentalement réductionniste qui trouve dans les flux d'énergie sa référence privilégiée. Il est intéressant de souligner que l'écologie globale de LOVELOCK rassemble des perspectives qui ont marqué la pensée et la pratique écologiques avec toutes leurs contradictions.

ERRATUM

AUGER J., FERARY S. & HUIGNARD J., 1994.– A possible new class of natural sulfur pesticides for fumigation. *Ecologie*, 25 (1) : 93-101.

In this publication a legend error has been made for the tables II, III, V, VI. The LD50 were a factor 1000 lower than published The correct legend should be read : « Toxicity expressed as LD50 in µl/l in 24h ».

Une erreur dans les légendes des tableaux II, III, V et VI s'est glissée dans cette publication. Ls DL50 sont 1000 fois inférieures à celles publiées. Il fallait donc lire : « Toxicité exprimée par la DL50 en µl/l par 24h » et non « toxicité exprimée par la DL50 en ml/l par 24h ».

ANALYSES D'OUVRAGES

Pascal GOURDAULT-MONTAGNE.– ***Le droit de riveraineté, Propriété, Usages, Protection des cours d'eau non domaniaux.*** **Édition « Technique et Documentation » Lavoisier, 1994, 168 pages, prix 290 F.**

Préfacé par Monsieur le Professeur J. de MALAFOSSE, cet ouvrage apporte une réflexion nouvelle sur un aspect particulier du régime juridique des eaux non domaniales : le droit de riveraineté

L'auteur s'attache à démontrer, par une analyse rigoureuse, l'évolution de ce droit, depuis les coutumes de l'Ancien Régime jusqu'à la loi sur l'eau du 3 janvier 1992 et à ses décrets d'application : initialement marqué d'individualisme affirmé, le droit de riveraineté apparaît aujourd'hui « comme une fonction écologique dont l'objet principal est la protection et le maintien des équilibres biologiques liés au milieu aquatique ».

Conséquence de cette évolution, des contraintes s'imposent à l'exercice du droit de riveraineté , certaines demeurent dans le cadre du droit privé, pour assurer le respect des droits de l'ensemble des riverains, d'autres « issus du droit public tendent toutes vers la satisfaction de l'intérêt général que représente l'usage d'un cours d'eau à des fins agricoles, industrielles, écologiques ou récréatives ».

La conception novatrice apportée par la prise en considération de l'intérêt général fait désormais du droit de riveraineté un élément indispensable de la politique de protection de l'environnement et des milieux aquatiques, pour lutter contre la pollution de l'eau, et pour assurer aussi la protection des écosystèmes et, partant, celle du patrimoine piscicole.

M. GOURDAULT-MONTAGNE reprend ici les dispositions de la loi du 3 janvier 1992 pour rappeler l'étendue des « écosystèmes aquatiques, des sites et des zones humides », et souligner que depuis cette loi « le droit de riveraineté ne s'arrête pas seulement à l'eau, au lit du cours d'eau et à ses berges, mais plus exactement à tous les éléments naturels qui sont susceptibles de contribuer à préserver le milieu aquatique »

L'analyse devient alors riche de perspectives originales et innovantes montrant combien le droit de riveraineté s'enrichit des restrictions qui lui sont imposées, le démembrement qu'il subit devant « être perçu comme un signe de vitalité », et celle-ci l'impliquant chaque jour davantage dans la gestion concertée du pluri-usage de l'eau, élément inséparable du patrimoine naturel

La présentation rapide qui vient d'être faite de la recherche menée par M. GOURDAULT-MONTAGNE dont être complétée brièvement en soulignant combien cet auteur veille à offrir au lecteur, tout au long de l'ouvrage, une source permanente de documentation donnée sous forme de très nombreuses notes, de précieuses et riches références aux textes législatifs ou réglementaires, à la jurisprudence et à la doctrine (écrits des juristes spécialistes). Sont aussi présentés, dans le corps du texte, les différents organismes intervenant ou pouvant intervenir dans la gestion concertée de l'eau : association syndicale de riverains, association agréée de pêche et de pisciculture (AAPP), groupement d'intérêt aquatique et piscicole (GIAP), commission de bassin, comité de bassin, comité de rivière, commission locale de l'eau L'auteur remarque à ce propos que « la multiplicité de ces structures démontre au moins l'attention portée à la gestion concertée, et prouve par là même que celle-ci en est à son balbutiement ». Est clairement mise en évidence, également, la nécessité de rendre le droit de l'eau plus cohérent et d'assurer une meilleure harmonisation des différents textes juridiques concernant le domaine étudié

Au total cet ouvrage retiendra l'attention des écologues et juristes, praticiens et chercheurs, propriétaires, exploitants agricoles, industriels, élus locaux et administrateurs de collectivités territoriales, responsables des organismes de gestion concertée de l'eau et des ressources piscicoles; il intéressera aussi, plus largement, tous ceux qui à des titres divers se sentent concernés par la protection de l'environnement et des constituants du patrimoine commun de la nation.

Geneviève HUMBERT

Philippe DUCHAUFOUR.– ***Pédologie. Sol, végétation, environnement.*** **4ème édition. Masson, 1995, Paris, 324 p.**

Les éditions successives de l'Abrégé de Pédologie de Philippe DUCHAUFOUR ont été constamment étoffées, surtout entre la seconde et la troisième édition, et cet ouvrage constitue maintenant un manuel très complet concernant, non seulement la classification mais aussi la genèse et le fonctionnement des types de sol présents dans le monde entier. Il s'adresse aux enseignants, étudiants et chercheurs s'intéressant directement aux sols, mais également à toute personne s'intéressant à la protection des milieux terrestres, à la croissance des végétaux et aux propriétés des nappes phréatiques.

Cet ouvrage est divisé en quatre parties: constituants de la matrice du sol (matière minérale et matière organique), propriétés globales du sol (fonctionnement), pédogenèse et classification, applications de la pédologie. Selon les idées maintenant mondialement admises de cet auteur (voir la classification internationale de la F.A.O , qui est détaillée dans cette édition), la classification des sols doit refléter les processus qui sont à l'origine de la variété des types de sols que l'on peut observer. Dans une optique similaire, on pourrait dire que la Systématique doit refléter la Phylogenèse et non se contenter de classer les êtres vivants par leurs ressemblances. Ce livre doit donc être considéré non comme un ouvrage pratique, mais comme le condensé d'un enseignement, tenant compte des connaissances les plus actuelles en matière de science du sol.

Jean François PONGE

INSTRUCTIONS TO AUTHORS

Ecologie, the journal of the Société Française d'Ecologie, publishes works in all fields of ecology, basic or applied. Manuscripts should be written preferentially in French or English. The journal publishes also thesis abstracts and forum, that is section of opinion exchanges and scientific proceedings.

Printed texts should not exceed 10 pages including figures, tables, bibliography and appendix However, synthesis papers could up to 15 printed pages. Exceptionally, longer manuscripts could be considered. Texts for thesis abstracts or forum should not exceed 2 printed pages, possibly with some figures and no references

Manuscripts are submitted in triplicate (original manuscript plus 2 copies of text, figures, tables and appendix) in final form. They should be typed, double spaced, on one side of the A4 size paper (21 x 29.7 cm) with margin of 5 cm. Manuscripts should be divided into the following sequence.
- the title
- surname of author(s) and their full name
- full address or different addresses if necessary
- an abstract of up to 800 signs written in French and English (it should be mentioned if it is an original or perfecting work)
- the title written in the opposite language than the one used for the text
- an abridged version up to 5,000 signs written in the opposite language
- the key words written in French and English
- a running title of up to 40 signs written in the opposite language
- main text with evident subtitles and paragraphs, and mentioning into the margin, written in pencil, passages that can be printed in small types. No other typographic indication must be mentioned, excepted Latin name of organisms simple underlined, and the author's surnames double underlined. Author's surnames are typed in small letters.

Tables should be numbered in Roman numerals and should be ready for use as a plate by the printer, if necessary. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

Illustrations, drawings and photographs, are numbered in Arabic numerals and are made according to the journal format, anticipating reduction possibilities, especially concerning letters, numerals and symbols. Only original drawings are considered. Illustrations should not exceed format 40 x 30 cm and should be sent in flat form. Authors indicate in pencil the reduction percentage and number wanted for each illustration. Legends are written in French and English and are typed sequentially on a separate sheet.

The bibliography is presented as follows:

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968 - Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37: 113-120

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester: 175 p.

GARAY, I & NATAF, L., 1982.— Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In*: BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M R.D (eds), *Urban Ecology*, Blackwell Scientific Publications, Oxford: 201-207.

CLEMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1: 320 p.

Manuscripts stored on computer (MS DOS or MACINTOSH) should be saved under ASCII form or with any standard word processing software. Mac Draw or Illustrator can be used for drawings. Authors should not submit texts saved under paginator and should not use 5"1/4 HD disks

Any papers not conformed to journal standards will be returned to authors. Manuscripts are submitted to two reviewers at least.

Authors will receive only one set of proofs for checking. Proofs must be returned to the publisher within 8 days, including reprint's order (no reprints are sent free of charge to authors). If papers are not returned within the delay of 8 days, the publisher will check proofs and then no reprint could be ordered. Only typographic details should be corrected. Other corrections will not be considered. Any modification or addition will be charged to authors. Authors are required to bear the cost of photograph plates and to order them with reprint's order.

Thesis abstracts are typed mentioning in the following sequence: Author's surname and name, the title of thesis, the number of pages, kind of thesis, University, the day of thesis's defence, board members. Proofs of thesis abstracts are checked by the publisher. Texts for forum are directly published. However, the publisher keeps the right to recommend to authors some modifications that seem needed.

LOUIS-JEAN
avenue d'Embrun, 05003 GAP cedex
Tél. : 92.53.17.00
Dépôt légal :263 — Mars 1995
Imprimé en France

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Écologie, revue scientifique de la Société Française d'Écologie, publie des travaux dans tous les domaines de l'écologie, aussi bien fondamentale qu'appliquée. Les articles sont rédigés de préférence en français ou en anglais. La revue publie aussi des résumés de thèse ainsi qu'une tribune libre, lieu d'échange d'opinions et de débats scientifiques.
La longueur d'un article, une fois imprimé, ne doit pas excéder 10 pages, figures, tableaux, bibliographie et annexes compris. Toutefois, dans le cas d'articles de synthèse, la longueur pourra atteindre 15 pages imprimées, tout compris. Exceptionnellement, des articles plus longs pourront être pris en considération. Les textes proposés pour la Tribune ne devront pas excéder l'équivalent de 2 pages imprimées, tout compris. Les résumés de thèses devront tenir en 2 pages imprimées, y compris d'éventuelles figures ; ils ne devront pas comporter de bibliographie.

Les manuscrits des articles seront fournis en 3 exemplaires (original + 2 copies du texte, des figures, tableaux et annexes) sous leur forme définitive. Ils devront être entièrement dactylographiés au recto de feuilles 21 x 29,7 cm avec double interligne et marge de 5 cm. Ils devront comprendre, dans l'ordre :
• Le titre ;
• Les noms du ou des auteurs avec les prénoms en toutes lettres ;
• L'adresse complète, ou les différentes adresses si nécessaire ;
• Un résumé en français et un « abstract » en anglais de 800 signes chacun, au plus. Il devra être indiqué si l'article correspond à un travail original ou à une mise au point;
• La traduction en anglais du titre, ou sa traduction en français si l'article est écrit en anglais ;
• Une version abrégée de 5000 signes, en anglais si l'article est en français et inversement.
• Les mots-clés en français et les « key-words », en anglais ;
• Une proposition de titre courant, en français ou en anglais, selon le cas, ne dépassant pas une quarantaine de signes ;
• Le texte proprement dit, avec mise en évidence des sous-titres et paragraphes et mention dans la marge, au crayon, des passages pouvant être composés en petits caractères. Aucune autre indication typographique ne devra être mentionnée, à l'exception des noms latins des organismes, soulignés d'un trait, et des noms d'auteurs, soulignés de deux traits. Les noms d'auteur seront écrits en minuscules.
Les tableaux, numérotés en chiffres romains, seront conçus pour pouvoir être clichés directement par l'imprimeur, le cas échéant. Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles distinctes, à la suite.

L'illustration, dessins et photographies, sera numérotée en chiffres arabes. Elle devra être conçue en tenant compte du format de la revue, en prévoyant des possibilités suffisantes de réduction, notamment en ce qui concerne les lettres, chiffres et symboles. Seuls les dessins originaux seront acceptés. Les illustrations ne devront pas dépasser le format 40 x 30 cm et être expédiées à plat, non enroulées. La réduction souhaitée pour chacune d'elle sera indiquée au crayon, ainsi que la numérotation.

Les légendes seront fournies en français et en anglais. Elles seront dactylographiées sur des feuilles séparées, à la suite.

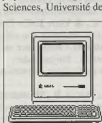
La bibliographie sera présentée conformément aux modèles suivants :

CHITTY, D., PIMENTEL, D. & KREBS, C.J., 1968.— Food supply of overwintering voles. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 113-120.

ARTHUR, W., 1987.— *The niche in competition and evolution.* Wiley and Sons, Chichester : 175 p.

GARAY, I. & NATAF, L., 1982.—Microarthropods as indicators of human trampling in suburban forests. *In* : BORNKAMM, R., LEE, J.A. & SEAWARD, M.R.D. (eds), *Urban Ecology.* Blackwell Scientific Publications, Oxford : 201-207.

CLÉMENT, B., 1987.— *Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes.* Thèse de Doctorat ès Sciences, Université de Rennes 1 : 320 p.



Les articles saisis sur micro-ordinateur (MS.DOS ™ ou MACINTOSH™) devront être enregistrés en ASCII ou sous un traitement de texte classique. Les illustrations de type Mac Draw™ ou Illustrator™ peuvent être utilisées.
Ne pas envoyer de texte sous paginateur ni de disquettes 5'1/4 ***de type HD.***

Tous les manuscrits qui ne répondront pas aux normes ci-dessus seront retournés à leurs auteurs. Les manuscrits admis sont soumis à un minimum de deux lecteurs.

Les auteurs recevront un seul jeu d'épreuves pour correction. Elles devront être retournées à la Rédaction dans un délai de huit jours, accompagnées de la commande de tirés-à-part (il n'est pas fourni de tirés-à-part gratuits). Faute d'un retour dans ce délai, la Rédaction procédera à la correction des épreuves et il ne sera pas commandé de tirés-à-part. Seules les erreurs typographiques devront être corrigées ; aucune correction d'auteur ne sera acceptée. En tout état de cause, toute modification (ou addition) sera facturée à l'auteur. Les frais de clichage des photographies sont à la charge de l'auteur (le cas échéant, en spécifier la commande en même temps que celle des tirés-à-part).
Les résumés de thèses devront être dactylographiés en indiquant, dans l'ordre : le nom et le prénom de l'auteur, le titre de la thèse, son nombre de pages, le type de thèse, l'Université, la date de soutenance, la composition du jury. Les épreuves des résumés de thèses sont corrigées par la Rédaction.

Les textes proposés pour la Tribune sont en principe publiés directement. Toutefois, la Rédaction se réserve le droit de conseiller aux auteurs les améliorations qui lui semblent nécessaires.

Adhésion à la Société Française d'Ecologie/Price for SFE Members (Exclusively)

	Cotisation & Lettre de la S.F.E.	Cotisation & Lettre SFE + Ecologie
France & C.E.E	200,00 F	450,00 F
Etranger hors CEE	200,00 F	500,00 F
Etudiants, Stagiaires étrangers	50,00 F	190,00 F

Abonnement 1995 à Ecologie Vol. 26 (1) au Vol. 26 (4)
Numéro de Commission Paritaire : 59062

Tous nos tarifs s'entendent en francs français, frais de port inclus.
Subscriptions are accepted for calendar year only - Cancellations are not accepted - Trimestrial

Prix public	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
France	509,30 F	10,70 F	520,00 F
CEE	509,30 F		509,30 F
Etranger hors CEE	540,00 F		540,00 F

Agence d'abonnement & librairie Française : remise 10 % (sur prix public HT)

	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
France	458,37 F	9,63 F	468,00 F
CEE	458,37 F	9,63 F	468,00 F
Etranger hors CEE	486,00 F	10,21 F	496,21 F

Agence d'abonnement & librairie CEE et hors CEE: remise 10 % (sur prix public HT)

Adresse de livraison	H.T	T.V.A. 2,1 %	TOTAL TTC
France	458.37 F	9,63 F	468.00 F
CEE	458,37 F		458,37 F
Etranger hors CEE	486,00 F		486,00 F

SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE
c/o M. ECHAUBARD,
Laboratoire de Zoologie-Institut National Agronomique
16, rue Claude-Bernard - 75231 Paris cedex 05
Tél. 33-1-44.08.18.22. - Télécopie : 33-1-44.08.18.56.
C.C.P. 30 279 62 D LA SOURCE

Les correspondances concernant la revue devront être adressées directement à :

ÉCOLOGIE
Laboratoire d'Écologie Générale
Muséum National d'Histoire Naturelle
4, avenue du Petit-Château - 91800 Brunoy
Téléphone : 33-1-60.47.92.00.
Télécopie : 33-1-60.46.57.19.

IMPORTANT : Les cotisations et les abonnements doivent être payés directement et de façon impersonnelle à la ***SOCIÉTÉ FRANÇAISE D'ÉCOLOGIE.***

2 1 JUIN 1995

TABLE DES MATIÈRES

TABLE DES MATIÈRES
— *CONTENTS* —
VOLUME 25, 1994

Auger J., Ferary & S. Huignard J.– Une nouvelle classe de pesticides soufrés d'origine naturelle utilisables en fumigation
A possible new class of natural sulfurpesticides for fumigation ..... **93 (2)**

Bellan-Santini D., Bonin G. & Emig C.– Editorial « Congrès Européen d'Ecologie »
Editorial « Congrès Européen d'Ecologie » ..... **69 (2)**

Bozon N. Brun J.J & Gross J.-L.– Répartition de quelques feuillus précieux dans les Alpes françaises *(Fraxinus excelsior L., Acer pseudoplatanus L., Prunus avium L.)*. Approche multiscalaire
Distribution of some hardwood deciduous trees in the french alps (Fraxinus excelsior L., Acer pseudoplatanus L., Prunus avium L.) *multilevel approaches* ..... **111 (2)**

Brugiapaglia E. & Barbero M.– Variation de la limite subalpin/alpin depuis la période Atlantique sur le plateau de Taillefer (Isère, France)
Variation of the subalpine/alpine limit on the Taillefer plateau (Isère, France) since the Atlantic period ... **157 (3)**

Bureau F., Guenat C., & Vedy J.-C.– Dynamique des sols de la végétation en milieu alluvial carbonaté
Soil and vegetation dynamics in a calcareous alluvial system. Example of the upper Sarine (Switzerland) . **217 (4)**

David J.-F. & Vannier G.– Résistance au froid et jeûne hivernal chez le Diplopode *Polyzonium germanicum* Brandt *(Polyzoniida : Polyzoniidae)*
Cold-hardiness and winter starvation in the millipede Polyzonium Germanicum *Brandt* (Polyzoniida : Polyzoniidae) ..... **245 (4)**

Dobrowolski K.A., Halba R., Markiewicz D., Markiewicz K. & Szczepanowski R.– Comportement de recherche de nourriture et comportement territorial chez le Pic épeiche *(Dendrocopos major)*
Foraging and territorial behaviours in Great Spotted Woodpecker (Dendrocopos major) ..... **119 (2)**

Dodd R.S. & Rafii Z.A.– Analyse chimiotaxinomique et écologique du Chêne vert en Californie (*Quercus agrifolia* et *Q. wislizenii*).
Chemosystematics and ecology of Californian live Oaks (Quercus agrifolia *and* Q. wislizenii) ..... **87 (2)**

Drouin J.-M.– Histoire et écologie végétale : les origines du concept de succession
The emergence of the succession concept ..... **147 (3)**

Fournier A.– Cycle saisonnier et production nette de la matière végétale herbacée en savanes soudaniennes pâturées. Les jachères de la région de Bondoukuy (Burkina Faso)
Seasonal cycle and net primary production of herbaceous vegetation in grazed Sudanian savannas. The fallows of Bondoukuy region (Burkina Faso) ..... **173 (3)**

Grosjean S. & Poinsot-Balaguer N.– Impact du morcellement forestier dans le vignoble méditerranéen sur les microarthropodes du sol
Impact of woodland fragmentation on soil microarthropods in mediterranean vineyard ..... **251 (4)**

Guéguen A. & Vannier G.– Point d'abaissement cryoscopique des œufs d'Orthoptères : relation avec l'altitude
Supercooling point of grasshoppers eggs : relation with altitude ..... **39 (1)**

Hoff M.– Biodiversité floristique d'un bassin fluvial tropical : le Sinnamary (Guyane Française)
Floristic biodiversity in a tropical river basin : the Sinnamary (French Guiana) ..... **189 (3)**

Khelil M.A. & Deboudt D.– La communauté d'arthropodes des touffes d'alfa *(Stipa tenacissima)* dans les hautes plaines steppiques de Tiemcen (Algérie)
Arthropod community of Stipa tenacissima *tufts in the high steppe plains of Tlemcen (Algeria)* ..... **19 (1)**

Kiss J., Kadar F., Toth L, Kozma E. & Toth F.– De la présence d'arthropodes prédateurs dans un champ de blé d'hiver et en lisière de champ
Occurrence of predatory arthropods in winter wheat and in the field edge ..... **127 (2)**

Lemée G.– L'enclave comme composante des structures paysagères
The enclave an component of landscape structures ..... **231 (4)**

Lempérière G.– Ecologie d'un ravageur forestier *Dendroctonus micans* (Kug.) (Col. Scolytidae), l'Hylésine géant de l'Epicéa - 1re partie : Biologie et Biogéographie
Ecology of the great european spruce bark beetle, Dendroctonus micans *(Kug.)* ..... **31 (1)**

Lumaret J.-P. & Stiernet N.– Adaptations et stratégies évolutives chez les Coléoptères coprophages de haute montagne (Scarabaeoidea)
Adaptation and evolutive strategies of dung beetles in high mountains (Coleoptera, Scarabaeoidea) ..... **79 (2)**

Morand A., Yves Majchrzak Y., Olivier Manneville O. & Beffy J.-L.– Papillons du genre *Maculinea* *(Lycaenidae)* et pastoralisme : aspects antagonistes d'une gestion conservatoire
Butterfly species (Lycaenidae) *and extensive grazing antagonistical effects of a conservation management.* **9 (1)**

Ricou G.– Hommage à Paul Duvigneaud †
Obituary Paul Duvigneaud † ..... **67 (2)**

Rivault R., Cloarec A. & Le Guyader A.– Les blattes : des vecteurs de bactéries pathogènes en milieu urbain
Cockroaches as vectors of pathogenic bacteria in urban environment ..... **103 (2)**

Saadi A. & Champeau A.– Densité, biomasse et production *d'Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, Calanoida) dans un hydrosystème temporaire saumâtre, la Sebkha Zima (Maroc)
Density, biomass and production of Arctodiaptomus salinus *(Copepoda, Calanoida) in a temporary brackish hydrosystem, the Zima sebkha (Morocco).* ..... **71 (2)**

Wenzel W. W., Alge G., Brandstetter A. & Blum W. E.H.– Variation saisonnière du pH, de la matière organique, de l'azote total, du calcium et de l'aluminium dans l'horizon superficiel d'un sol forestier
Seasonal Changes of pH, organic carbon, Total Nitrogen, Calcium and Aluminum in a forest topsoil ..... **211 (4)**

Analyses d'ouvrages
Books review **59/133/203/269**

Résumé de thèses
Thesis review **45/137/201/261**

Tribune
Forum **140**

Erratum **61/268**

BIBL. DU MUSEUM PARIS

SOMMAIRE

CONTENTS

ÉCOLOGIE

— TOME 25 - N° 4 —

Décembre 1994

Wenzel W. W., Alge G., Brandstetter A. & Blum W. E.H.– Variation saisonnière du pH, de la matière organique, de l'azote total, du calcium et de l'aluminium dans l'horizon superficiel d'un sol forestier 211

Bureau F., Guenat C., Huber K. & Vedy J.-C.– Dynamique des sols et de la végétation en milieu alluvial carbonaté 217

Lemée G.– L'enclave comme composante des structures paysagères 231

David J.-F. & Vannier G.– Résistance au froid et jeûne hivernal chez le Diplopode *Polyzonium germanicum* Brandt (Polyzoniida : Polyzoniidae) 245

Grosjean S. & Poinsot-Balaguer N.– Impact du morcellement forestier dans le vignoble méditerranéen sur les microarthropodes du sol 251

Résumés de thèses 261

Analyses d'ouvrages 269

Table des matières (volume 25) 272

Wenzel W. W., Alge G., Brandstetter A. & Blum W. E.H.– Seasonal Changes of pH, organic carbon, Total Nitrogen, Calcium and Aluminum in a forest topsoil 211

Bureau F., Guenat C., Huber K. & Vedy J.-C.– Soil and vegetation dynamics in a calcareous alluvial system 217

Lemée G.– The enclave an component of landscape structures 231

David J.-F. & Vannier G.– Cold-hardiness and winter starvation in the millipede *Polyzonium Germanicum* Brandt (Polyzoniida : Polyzoniidae) 245

Grosjean S. & Poinsot-Balaguer N.– Impact of woodland fragmentation on soil microarthropods in mediterranean vineyard 251

Thesis review 261

Book's review 269

Contents (volume 25) 272